

SÉRIE A, N° 1037

N° D'ORDRE 1874

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

M. BHATTACHARYA (DAKSHINA RANJAN)

1^{re} THÈSE. — LES INCLUSIONS CYTOPLASMIQUES DANS
L'OOGÉNÈSE DE CERTAINS REPTILES.

2^e THÈSE. — SUR LA STRUCTURE DE LA VESSIE NATATOIRE
DE CERTAINS POISSONS DE L'INDE.

Soutenues le 18 Novembre 1925, devant la Commission d'examen

MM. PÉREZ,	} Président.
WINTREBERT,	
HÉROUARD,	
	} Examinateurs.

— 0 —

PARIS

MARCEL VIGNÉ ÉDITEUR

13, RUE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

1925

SÉRIE A, N° 1037

N° D'ORDRE 1874

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. BHATTACHARYA (DAKSHINA-RANJAN)

1^{re} THÈSE. — LES INCLUSIONS CYTOPLASMIQUES DANS
L'OOGÉNÈSE DE CERTAINS REPTILES.

2^{me} THÈSE. — SUR LA STRUCTURE DE LA VESSIE NATATOIRE
DE CERTAINS POISSONS DE L'INDE.

Soutenues le *Novembre 1925, devant la Commission d'examen*

MM. PÉREZ,	} <i>Président.</i>
WINTREBERT,	
HÉROUARD,	

— O —

PARIS

MARCEL VIGNÉ, ÉDITEUR

13, RUE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

1925

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen M. MOLLIARD, *Professeur, Physiologie végétale*

Doyen honoraire . P. APPELL.

*Professeurs
honoraires*

{ P. PUISEUX
BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.



Professeurs

Emile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT ... Minéralogie.
H. ANDOYER Astronomie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
E. HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER Chimie générale.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE ... Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
H. ABRAHAM Physique.
E. CARTAN Géométrie supérieure
L. LAPICQUE Physiologie.
E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY ... Physique.
Charles PÉREZ ... Zoologie.
A. LEDUC Physique théorique et physique céleste.
Léon BERTRAND .. Géologie appliquée et géologie régionale.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
E. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD .. Botanique.
C. MAURAIN Physique du globe.
P. MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT .. Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
M. TIFFENEAU Chimie (Enseignement P.C.N.)
G. JULIA Mathématiques générales.
N Géographie physique.

E. HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER ... Zoologie (Enseignement P.C.N.)
G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.
E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P.C.N.)
V. AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. GUILLET Physique.
C. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM .. Botanique.
A. MICHEL-LÉVY . Pétrographie.

Secrétaire Daniel TOMBECK

LES
INCLUSIONS CYTOPLASMIQUES
DANS
L'OOGÈNESE DE CERTAINS REPTILES

PAR
DAKSHINA-RANJAN BHATTACHARYA

Sommaire

- I. — Introduction.
- II. — Matériel et Technique. — A) TORTUE.
B) LÉZARD.

Première Partie : TORTUE

- III. — Les Gonocytes — Transformation des Cellules épithéliales en Cellules germinales ou gonocytes.
- IV. — L'Appareil de Golgi.
- V. — Les Mitochondries.
- VI. — Le Noyau et la migration des substances nucléolaires dans le cytoplasme ; noyau vitellin de Balbiani.
- VII. — La formation des corps vitellins.
- VIII. — Cellules germinales binucléées et polynucléées.
- IX. — Les Membranes de l'œuf.
- X. — Expériences de centrifugation.
- XI. — Colorations vitales.

Deuxième Partie

- XII. — Lézard (*Uromastix Hardwicki*).
 - a) L'appareil de Golgi.
 - b) Les Mitochondries.
 - c) Les corps vitellins.
 - d) Les membranes de l'œuf.
- XIII. — Résumé et Conclusion.
 - A) TORTUE.
 - B) LÉZARD.
- XIV. — Bibliographie.
- XV. — Explication des Planches.

I. — Introduction

Les auteurs qui ont exposé les phénomènes se rapportant aux inclusions cytologiques durant ces 10 dernières années ont mis en lumière une multitude de faits du plus haut intérêt. Mais alors qu'un certain nombre de bons travaux ont été faits sur les Invertébrés, le groupe cependant également intéressant des Vertébrés a peu attiré l'attention. En ce qui concerne les inclusions cytoplasmiques dans l'oogénèse, les seuls mémoires détaillés sont ceux de Hirschler (63) sur les Ascidies, de Gatenby (48) et de Van der Stricht (101) sur les Mammifères, de Van Durme (100) et de Brambell (7) sur les Oiseaux. Les groupes des Reptiles et des Poissons, considérés au point de vue des recherches cytologiques modernes, n'ont pas été encore sérieusement étudiés. C'est afin de combler une partie de cette lacune que j'ai entrepris, sur les conseils du Professeur J.-B. Gatenby, la description des inclusions cytoplasmiques chez les Tortues et les Lézards. Mon travail a été grandement facilité par les précieux renseignements que j'ai pu recueillir dans des ouvrages tels que le « Text-book of General Cytology » édité par Cowdri, la série des articles publiés par Gatenby dans le « Quarterly Journal of Microscopical Science » (1914-1924), le travail de Van Durme sur les Oiseaux et les notes publiées par Parat et Painlevé pendant ces dernières années. Je désire aussi reconnaître combien m'ont

été utiles les articles de Ludford, Brambell, Loyez, Champy, Hirschler, Guilliermond et Van der Stricht.

La plus grande partie de ce travail a été faite au Zoology Department, Trinity College, à Dublin. Il fut cependant terminé et définitivement écrit en français au laboratoire de Zoologie de la Sorbonne, à Paris. Les expériences de colorations vitales ont été faites au Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie comparées de la Sorbonne. Ma profonde reconnaissance et mes remerciements bien sincères vont d'abord au Professeur J.-B. Gatenby qui a fait mon éducation cytologique et dont les conseils de tous les instants, les encouragements constants ont grandement contribué à l'exécution de ce travail. Je présente mes remerciements à M. le Professeur Pérez et M. le Professeur Wintrebert, qui m'ont accueilli et donné toutes facilités de travail dans leurs laboratoires respectifs. Je suis heureux de remercier le Docteur M. Parat qui a mis à ma disposition une utile littérature sur le sujet, m'a appris la technique des colorations vitales, a parcouru les manuscrits de ce travail et m'a aidé de diverses autres manières.

Enfin M. Pérez a bien voulu me conseiller lors de la rédaction de cette thèse et m'aider à en corriger le manuscrit. Je tiens à lui exprimer toute ma gratitude.

II. — Matériel et Technique

A) TORTUE

Deux espèces de Tortues furent apportées vivantes des Indes : *Trionyx gangeticum* et *Trionyx hurum*. Des spécimens bien portants de *Testudo græca* furent obtenus à Dublin, Londres et Paris. Les Tortues des Indes ne furent par d'un grand emploi, sauf pour l'étude de certains stades précoces, car elles n'étaient pas sexuellement mûres et la longue captivité avec une nourriture quelconque fit que de nombreux œufs montrèrent des signes de dégénérence. Les Tortues grecques étaient bien portantes et mûres, elles fournirent des œufs à presque tous les stades. Il y a cependant une lacune entre les œufs de 2 à 3 ^m/_m de diamètre; elle est très regrettable car le sort de certaines inclusions cytoplasmiques en a été rendu obscur.

Les méthodes de fixation suivantes ont été utilisées dans ce travail : Une modification de la méthode de Da Faño au nitrate de Cobalt; la méthode de Ramon Y Cajal au nitrate d'urane et au nitrate d'argent; la méthode de Golgi à l'arsenic et au nitrate d'argent; celles de Kopsch, Mann-Kopsch, de Sjövall au formol et à l'acide osmique; la combinaison faite par Gatenby des méthodes Mann-Kopsch-Altmann; la méthode de Flemming sans acide acétique; celle de Champy-Küll;

celle de Regaud au formol-bichromate; celle de Bouin au picro-formol; le liquide de Carnoy (alcool absolu, acide acétique et chloroforme).

Les méthodes suivantes furent aussi essayées :

CIACCIO (1) : Fixation de 24 à 48 h. dans un mélange de :

{	bichromate de potassium à 5 %	80 vol.
	formol pur	20 vol.
	acide acétique	10 gouttes seules

Puis mettre dans du bichromate de K à 3 % pendant huit jours, laver 12 heures; colorer au Soudan III (solution saturée à l'alcool à 80°) environ 40 m. à chaud; laver à l'alcool à 70° et monter en glycérine.

DIETRICH : Fixation dans un mélange de

{	formaline pure	1 vol.
	eau salée physiologique .	4 vol.

pendant 24 heures. Puis mettre dans une solution saturée de bichromate de potassium placée dans l'étuve à 38° pendant 48 heures; laver à l'eau courante de 12 à 18 heures; colorer les coupes à l'hématoxyline acétique pendant 12 heures; différencier dans un mélange de borax et de ferricyanure et monter en glycérine.

Méthode du D^r Murray. — Fixer au liquide osmique corrosif de Mann pendant 18 heures, laver à l'eau pendant $\frac{1}{2}$ heure; mettre dans l'acide osmique à 2 % à la température du laboratoire pendant 14 jours; laisser dans l'eau à 35° pendant deux jours afin de faciliter la réduction de l'acide osmique.

Nassonov. — Fixer pendant 24 heures au liquide de Champy auquel on a ajouté 2 ou 3 gouttes de solution à 1 %

(1) Les méthodes de Diétrich et de Ciaccio ainsi que celle d'Henne-guy m'ont été aimablement suggérées par le Docteur M. Parat.

d'acide pyrogallique par 10 c^m/. Après lavage soigné mettre dans l'acide osmique à 2 % pendant 3 à 5 jours à 35°. Si les échantillons sont trop osmiqués il est utile d'employer la méthode d'Henneguy pour blanchir les préparations : laver rapidement dans une solution aqueuse de permanganate de potassium à 1 %, puis dans une solution d'acide oxalique à 4 %.

Parmi ces méthodes, celles de Da Fano, de Champy-Küll, de Flemming sans acide acétique, de Bouin au picro-formol, de Mann-Kopsch et de Nassonov ont donné les meilleurs résultats.

Il ne peut pas être sans intérêt de décrire ici brièvement les résultats des différentes combinaisons de fixateurs et de colorants sur les inclusions cellulaires variées.

Appareil de Golgi. — Il devient noir par le Da Fano et les autres méthodes au nitrate d'argent mentionnées ci-dessus ainsi que par les fixateurs au tétroxyde d'osmium. Le Mann-Kopsch est bon mais provoque des contractions. Le Sjövall pour une raison inconnue donne de très mauvais résultats, il provoque une contraction extrême de l'oocyte et du noyau.

Les coupes au Da Fano étaient virées au chlorure d'or et fixées à l'hyposulfite de soude. Les coupes virées, colorées suivant la méthode de Benda à la safranine et au vert lumière mettent bien en évidence les éléments de Golgi sur le fond faiblement coloré du cytoplasme. A moins d'avoir été déshydratées rapidement, ces couleurs disparaissent. Quelques-uns des constituants de l'appareil de Golgi semblent être solubles dans l'alcool car, à moins de déshydrater rapidement, ces corps sont perdus en grande partie.

Les ingrédients formant le Da Fano, particulièrement le nitrate d'argent et le réducteur, doivent être préparés au moment même, sinon ils ne donnent pas de résultats satisfaisants.

Mitochondries. — Sur les coupes virées du Da Fano, les mitochondries ont une faible couleur brun doré. Si on colore ces coupes par l'hématoxyline ferrique, les mitochondries deviennent noir brun et les sphères vitellines mitochondriales prennent une couleur noir de jais. Dans la fuchsine acide d'ALTMANN elles deviennent rouge clair. Dans la fuchsine acide de Champy-Küll, le bleu de toluidine et l'aurantia, elles sont faiblement colorées en rose et ne ressortent pas bien sur le fond du cytoplasme jaune d'or. Les coupes de Champy-Küll non colorées donnent aux mitochondries une couleur jaunâtre; par l'hématoxyline ferrique elles deviennent noires. Après le Flemming sans acide acétique elles deviennent noir grisâtre par l'hématoxyline ferrique; par la safranine et le vert lumière, on les voit très difficilement, car elles sont jaune pâle, les sphères vitellines mitochondriales étant rouges avec une bordure verte.

Substances nucléolaires issues du noyau. — On les étudie le plus favorablement sur du matériel fixé au picro-formol de Bouin, coloré au bleu de méthyl-éosine de Mann, ainsi que sur les préparations au Champy-Küll. Par le Flemming sans acide acétique suivi d'alun de fer et d'hématoxyline on ne les voit pas du tout; elles se différencient ainsi facilement des mitochondries qui sont fortement colorées. Par le Champy-Küll suivi de fuchsine acide, de bleu de toluidine et d'aurantia, les substances nucléolaires expulsées du noyau se colo-

rent comme les nucléoles en rouge foncé. Après le Bouin, ces substances deviennent rouge brique dans l'hématoxyline d'Ehrlich et l'orange G., et bleu foncé dans l'alun de fer, puis l'hématoxyline ferrique. Le bleu de méthyl-éosine de Mann fournit cependant l'épreuve cruciale, car il élimine toutes les autres inclusions cytoplasmiques et donne en même temps aux nucléoles et à leurs substances issues du noyau une couleur rouge foncé. Cette méthode exclut la possibilité de confondre les mitochondries et les substances nucléolaires expulsées du noyau.

Granules de Graisse et de vitellus. — La différenciation des espèces variées de granules graisseuses et vitellines présente quelques difficultés. Les vacuoles graisseuses se montrent bien dans les préparations au Da Fano et au Mann-Kopsch et ne sont pas difficiles à identifier. Par le Nassonov, elles deviennent noir de jais et disparaissent par immersion prolongée dans l'essence de térébenthine. Les diverses espèces de sphères vitellines se différencient difficilement. Autant qu'on peut s'en rendre compte il n'existe chez les Tortues que des sphères vitellines mitochondriales. Elles consistent probablement en une couche périphérique d'oléine ou de quelque autre graisse non saturée qui se colore en noir grisâtre par le Da Fano et le Flemming sans acide acétique ; et en un centre incolore de bases protéiques qui, après le Da Fano, devient noir dans l'alun de fer et l'hématoxyline, ou rouge dans la fuchsine acide.

B) LEZARD

Près d'une douzaine d'individus vivants du Lézard des sables, *Uromastix hardwicki*, ont été apportés des Indes en Europe par l'auteur. Quelques-uns moururent en chemin et les autres peu après leur arrivée en Irlande. Une seule femelle était utilisable sur l'ovaire de laquelle est basé ce travail. Presque tous les stades précoces et très avancés manquent ainsi. La pénurie de matériel ne m'a permis de le fixer que par quelques méthodes importantes seulement.

Les fixations au nitrate de Cobalt de Da Fano, de Mann-Kopsch, de Champy-Küll et de Bouin au picro-formol ont été employées. La méthode de Mann-Kopsch a donné des résultats très satisfaisants pour déceler les éléments de Golgi. Pour éviter la confusion avec la graisse, les coupes étaient traitées à la térébenthine pendant des temps graduellement variés. Après que la graisse est ainsi éliminée, l'appareil de Golgi montre sa couleur noire ordinaire après osmication. Pour une raison inconnue les mitochondries n'ont pas été bien fixées. Elles se sont colorées très faiblement dans l'hématoxyline au fer après la fixation au Da Fano. Par la méthode de Champy-Küll aussi on les voyait difficilement à la périphérie de l'œuf. La fixation au Bouin fut utile pour l'étude de l'épithélium folliculaire.

PREMIÈRE PARTIE

TORTUE

III. --- Les Gonocytes

Historique. — Ces dernières années ont vu la publication de nombreux articles sur le problème général de l'origine des cellules germinales, ou gonocytes, chez les Vertébrés. En 1849, Sir Richard Owen attira l'attention sur la distinction entre les cellules du corps en général et une masse particulière de cellules qu'il désigna sous le nom de masse germinale. De cette masse germinale proviennent les cellules créatrices pour la génération suivante. En 1875, Goette dans son travail sur le *Bombinator* donne des preuves de l'origine extra-régionale des cellules germinales. C'est la première mention d'une migration possible de ces cellules.

Waldeyer en 1870 soutint que les cellules germinales naissent de l'épithélium germinatif et donna des dessins faits avec soin des stades successifs au cours de la différenciation des cellules épithéliales en cellules germinales. Nussbaum en 1880 soutint l'opinion opposée : que les cellules germinales sont en réalité différentes des cellules du corps. En 1883, Weismann émit sa théorie de la continuité du plasma germinatif. Boveri, en 1887, montra qu'il y avait une continuité physique des cellules germinales chez l'*Ascaris*.

A ce moment, deux théories opposées concernant l'origine des gonocytes se trouvaient en présence : suivant la première (Waldeyer, 1870), les cellules germinales des Vertébrés naissent de l'épithélium cœlomique appelé de ce fait épithélium

germinatif; suivant la seconde qui fut suggérée par Goette (1875) et plus tard exposée par Nussbaum (1880) et d'autres, il y a une différenciation précoce des gonocytes, suivie de leur migration jusqu'aux ébauches des gonades. En 1891, Eigenmann chez le Téléostéen *Cymatogaster* arrive à la conclusion que les cellules germinales se séparent très tôt. Félix (1897) et Meves (1897) apportèrent d'autres preuves en faveur de cette opinion. Beard en 1900 pour *Raja batis*, Nussbaum (1901) pour le Poulet, Woods (1902) pour l'*Acanthias* et Allen (1906) pour la Tourterelle montrèrent que chez ces Vertébrés, il y a une origine précoce extra-régionale des cellules appelées cellules germinales primordiales, et que par migration, ces cellules viennent occuper la glande germinale.

Dustin, en 1907, distingue deux sortes de cellules dans l'histoire de la lignée germinale des Amphibiens. Il dit :
« Les cellules qui constituent les ébauches bilatérales pri-
« maires sont appelées, mais en partie seulement, à deve-
« nir des cellules sexuelles définitives; un nombre plus ou
« moins grand d'entre elles dégénère à des stades de l'on-
« togénèse variant suivant les espèces. Une seconde lignée
« de gonocytes provient ultérieurement de la transformation
« des petites cellules germinatives issues de la prolifération
« de l'épithélium péritonéal ». La théorie de l'épithélium
germinatif de Waldeyer a été ainsi soutenue soit en entier,
soit sous une forme plus ou moins modifiée par Kolliker,
Balfour, Semon, Semper, Bouin, Champy, Gatenby, Fell et
Crew.

Les derniers travaux sur le sujet sont discutés en détail plus loin.

Observations. — La partie centrale de l'ovaire de la Tortue présente de nombreuses cavités. La figure 39 donne une bonne idée de cette structure. Un système de trabécules entrelacées contenant les cellules du stroma et les vaisseaux sanguins sépare les lacunes les unes des autres. Généralement, on distingue des traces de sang ou de lymphe dans ces cavités. Les œufs complètement formés font saillie à la surface de l'organe.

Les cellules épithéliales revêtant l'ovaire semblent subir par places des modifications.

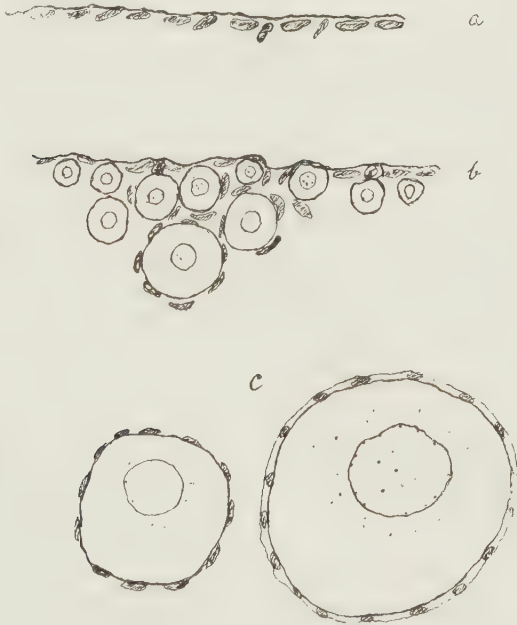


FIG. 1

Montrant l'évolution des cellules germinales à partir de l'épithélium germinatif (demi-schématique) :

- a) Epithélium germinatif;
- b) Origine et transformation graduelle des cellules épithéliales en cellules germinatives;
- c) Oocytes développés, avec l'épithélium folliculaire.

Elles se différencient en poches ou petits flots de cellules germinales. Les surfaces se gonflent, les noyaux des cellules s'arrondissent et leurs affinités pour les colorants subissent un changement qui les différencie nettement des cellules ordinaires de revêtement. Une aire granuleuse apparaît autour du noyau. La figure 10 est un dessin à la chambre claire à un fort grossissement d'un de ces îlots. La différence de forme entre le noyau des cellules péritonéales ordinaires (c. ep.) et celui des cellules germinales en formation est notable. Les figures 43 à 46 montrent ces poches ou îlots de cellules germinales dans diverses positions et à des stades variés de leur métamorphose à l'intérieur de l'ovaire. Elles démontrent clairement la métamorphose d'une cellule péritonéale ordinaire en une cellule germinale bien développée. Quelques-unes des cellules du stroma situées entre les oogonies en formation se disposent d'abord lâchement autour des oocytes qui commencent à se développer et plus tard, elles semblent former l'épithélium folliculaire et la theca de l'œuf. Leur mode d'origine est très semblable à celui des cellules germinales (fig. 1 du texte).

Discussion générale. — La question de l'origine des cellules germinales chez les Vertébrés a été l'un des problèmes les plus chaudement disputés de l'embryologie. La théorie de l'épithélium germinatif a été défendue par Waldeyer (102) en 1870. Il croit, ainsi que ses successeurs, que la partie du péritoine enfermant la gonade diffère du reste de l'épithélium pleuro-péritonéal en ce qu'elle possède le pouvoir de proliférer en donnant des cellules germinales. Nussbaum (24) émit en 1880, une théorie opposée, disant que les cellules germinales ne dérivent pas du soma, mais qu'elles sont pré-

cocement différenciées comme des produits de la segmentation ne prenant pas part à la formation du corps et ne perdant pas leur caractère embryonnaire. Beard (4) en 1902 prit à son compte et soutint l'idée de Nussbaum. Pour les Amphibiens, Miss King (68) déclare que les stades de transition entre les cellules germinales et les cellules péritonéales n'existent pas. En ceci, elle est approuvée par Allen (1). Ainsi un groupe d'observateurs (Nussbaum, Hoffman, Eigenmann, Woods, Allen, Beard, King, Swift, Jordon et d'autres) pensent que les cellules germinales sont précocement produites dans la formation de l'embryon, ne prennent pas part à l'histogénèse, sont soigneusement mises de côté et donnent éventuellement naissance aux gonades de l'individu. La théorie de l'épithélium germinatif est ainsi niée par l'école de Nussbaum qui affirme que l'enveloppe péritonéale enfermant l'ovaire fonctionne simplement comme un sac suspenseur.

Le plus grand coup porté à la théorie du plasma germinatif de Weismann fut la publication de « Senescence and Rejuvenescence » par le biologiste américain Child. Il dit : « Il n'y a pas de preuves de la « ségrégation du plasma germinatif » en tant qu'entité indépendante dans le développement embryonnaire, mais les cellules germinales sont « évidemment déterminées comme les autres parties du corps « par des facteurs corrélatifs ».

Jan Hirschler (63) trouve dans les cellules germinatives épithéliales de *Ciona* que les plus jeunes cellules commencent directement leur croissance sans division préalable; ainsi dès le début on peut en parler comme d'oocytes à la période de croissance. Cette constatation est d'accord avec celle de Blumtschli, qui étudia une autre espèce d'Ascidie (*Cynthia microcosmus*). Le chondriome est signalé dans le plasma des

cellules germinales depuis les plus jeunes stades. Jan Hirschler croit que chez les Ascidies, les cellules du follicule et les plus jeunes oocytes ont une origine commune et proviennent de cellules indifférenciées de l'épithélium germinatif.

Gatenby (50) étudiant *Rana temporaria* dit : « L'épithélium péritonéal de l'ovaire de la grenouille adulte contient « ici et là, spécialement pendant le printemps et les premiers « mois de l'été, une multitude d'îlots ou aires épaissies, qui « sont formés par l'épithélium germinatif ou des cellules « coelomiques en train de se métamorphoser ». Dans l'ovaire du Têtard, il décrit trois sortes de formations de cellules germinales :

- 1° Cellules germinales d'origine péritonéale;
- 2° D'origine rétro-péritonéale;
- 3° D'origine endodermique (sac vitellin).

Les stades intermédiaires entre les cellules péritonéales et les cellules germinales consistent primitivement dans l'élimination d'une grande partie de la substance chromatique du noyau, sous la forme d'une zone granuleuse dans le cytoplasme qui devient ensuite totalement granuleux et se colore plus fortement qu'avant; et finalement sous la forme de plusieurs nucléoles après que le noyau a perdu sa forme régulière. Gatenby (52) décrit aussi une transformation semblable des cellules péritonéales en cellules germinales chez *Galus Bankiva*. Le remarquable travail de Crew (23) sur la réversibilité du sexe a amené comme question accessoire celle de l'origine des nouvelles cellules germinales, et ensemble Crew et Tell ont adopté cette opinion que les nouvelles cellules germinales dans leurs Oiseaux étaient formées de cellules péritonéales.

Kuschakewitsch (70) en 1910 chez *Rana* s'oppose à ce que

les cellules germinales proviennent de l'épithélium. Winiwarter et Sainmont (105) maintinrent que les cellules sexuelles primaires dégénèrent en atteignant la glande, et que les cellules germinales définitives viennent de l'épithélium germinatif. Firket (37, 38) travaillant sur le Poulet, attribue aux cellules germinales une double origine. Il croit que les cellules germinales primaires ne donnent pas naissance aux oocytes définitifs et dégénèrent au cours de l'ontogénèse. Les cellules germinales secondaires dérivent de l'épithélium germinatif et donnent la majorité des oocytes qui arrivent à maturité. Swift (97) cependant, travaillant aussi sur le Poulet, contredit Firket et soutient que les cellules germinales primaires donnent des oocytes définitifs qui ne proviennent jamais de l'épithélium germinatif. D'Hollander (24) attribue une origine épithéliale aux cellules du follicule mais croit que les ovules définitifs viennent des cellules germinales primordiales. Simkins (96) dans son étude des cellules germinales chez la Souris et le Rat conclut que les cellules germinales définitives proviennent de l'épithélium germinatif et que les faits observés chez la Souris ne sont pas favorables à la théorie de la migration des cellules germinales. Il est d'avis que la théorie de la continuité morphologique des cellules germinales n'est pas appuyée par les faits chez la Souris. Conklin (18) établit que les cellules somatiques et les cellules germinales sont fondamentalement semblables. Il dit de plus : « Il y a de nombreuses preuves que jusqu'à un certain stade du développement, les cellules peuvent se différencier en une direction ou une autre suivant les conditions environnantes. Beaucoup de cellules qui dans certaines circonstances auraient formé des cellules de tissu, peuvent dans d'autres conditions former des cellules germinales et *vice versa* ».

Chez les Tortues et les Lézards que j'ai examinés, la présence d'un grand nombre de poches ou îlots de cellules germinales (fig. 43 à 46) à la surface de l'ovaire, parmi les cellules péritonéales ordinaires, semble apporter une preuve du fait qu'une cellule péritonéale ordinaire peut se métamorphoser en cellule germinale. On peut rencontrer tous les stades depuis une cellule épithéliale à noyau allongé jusqu'à une oogonie complètement développée avec un noyau arrondi et une zone granuleuse périnucléaire. Mes spécimens ont tous été obtenus en été ou au début de l'automne et ils ont tous montré la croissance de ces poches de cellules germinales. Il est possible qu'elles aient une origine saisonnière ainsi que chez les Amphibiens décrits par Gatenby.

Une question se pose naturellement : quelles cellules dans l'embryon forment l'épithélium péritonéal dans la région de la gonade ? Je suis d'avis avec Gatenby que s'il avait été démontré que les cellules germinales migratrices forment exclusivement les cellules péritonéales de cette région ceux qui soutiennent le point de vue de Nussbaum auraient apporté une forte preuve à sa théorie. Mais l'évidence jusqu'à présent semble être que chez tous les Vertébrés les cellules migratrices germinales arrivent à la crête génitale définitive longtemps après que l'épithélium cœlomique ou germinatif a été établi.

IV. — L'appareil de Golgi

Historique — Il y a plus d'un quart de siècle (1898) Camillo Golgi (56) décrivait pour la première fois l' « *apparato reticolare interno* » dans les neurones du système nerveux central. Presque au même moment, mais tout à fait indépendamment, Veratti obtenait un résultat semblable. Ballovitz, en 1900, décrivait les « *centrophormies* » dans l'épithélium postérieur de la cornée et les comparait à l'appareil de Golgi. Au moment où Golgi annonçait sa découverte, Holmgren (1899), Nelis (1899) et d'autres mirent en évidence un système de canalicules clairs dans un grand nombre de cellules. Leur ressemblance marquée de forme et de position avec l'appareil de Golgi conduisit Cajal à les appeler les canalicules de Golgi-Holmgren. La littérature ancienne est très bien passée en revue par Von Bergen (1904). Duesberg protesta contre cette assimilation. Penfield (1921) est d'avis que les canaux clairs et l'appareil de Golgi sont des formations tout à fait différentes.

Le comportement de l'appareil de Golgi durant l'oogénèse a d'abord été étudié en détail par Sjövall et Weigl chez les Vertébrés, Weigl chez les Mollusques, et Hirschler chez les Nématodes. Pendant ces 10 dernières années, des contributions très importantes éclaircissant le sujet ont été apportées par Gatenby, Hirschler, Duesberg, Cajal, Perroncito, Papenheim, Cowdry, Parat et Painlevé.

De très bonnes revues de la littérature intéressant l'appareil de Golgi ont été fournies par Duesberg (1914), Pappenheim (1916) et Cowdry (1924).

Observations. — L'appareil de Golgi peut être facilement montré dans les cellules germinatives épithéliales indifférentes des Tortues (fig. 1, 2). Il se trouve près du noyau sous forme d'un réseau serré. Quand les cellules se différencient en oogonies, l'enchevêtrement serré de Golgi devient lâche et s'étale sur un pôle du noyau (fig. 3). Dans quelques cellules (fig. 4), il y a bipolarité. Quand le stade d'oocyte est atteint, le réseau se brise complètement et un certain nombre de dictyosomes se forment. Dans un stade plus avancé, les éléments de Golgi commencent à se répandre à travers le cytoplasme (fig 6).

Un assez grand nombre de ces dictyosomes gardent une position excentrique, juxta-nucléaire (fig. 7). Dans cette région, une aire dense de cytoplasme (archoplasme de Boveri) fait son apparition. Je n'ai pu trouver aucune trace de centrosome dans cette aire, de sorte que je n'ose l'identifier définitivement à la centrosphère ou à l'archoplasme de Boveri. Les dictyosomes se groupent autour de cette aire qui semble être un foyer de croissance, de division et de répartition. La figure 41 montre un oocyte binucléé avec un tel groupe de corps de Golgi. L'état typique cependant est représenté par les figures 19, 21 et 22 (Préparations au Da Fano). La figure 19 montre la position de cette aire en relation avec le noyau. La figure 21 est une photographie au fort grossissement d'une autre coupe montrant l'aire dense en étroit contact avec le noyau. La figure 22 est une photographie faite à l'immersion (obj. 1/12'') de la même aire dans une autre coupe. L'étude de ces photographies montrera que les élé-

ments de Golgi se groupent dans cette aire et autour d'elle en une position juxta-nucléaire, croissent, se divisent et se répandent alors soit en groupes, soit en corps isolés. Le rapport de situation de cette aire avec le noyau fait penser qu'il s'agit, comme pour l'archoplasme, de la région appelée « noyau vitellin de Balbiani ».

On peut se rendre compte de la variété des formes que prennent alors les éléments de Golgi par l'examen des figures 15, 16 et 24. On y trouve presque toutes les formes connues : filaments, disques, croissants, sphérules, files de grains et bâtonnets (fig. 15). En plus de ces formes, des grains irréguliers et des masses en haltère sont très communs. Parfois on peut en voir quelques-uns groupés autour d'une portion de l'aire dense (archoplasme) qu'ils entraînent invariablement avec eux pour former de grosses masses irrégulières. Après avoir subi une certaine croissance, ils se divisent probablement par scissiparité. Plusieurs exemples d'une telle division sont visibles dans la figure 34 et ont été dessinés séparément à la figure 15. Les éléments de taille définitive montrent toujours un centre de cytoplasme de même structure que celle de l'aire dense (archoplasme). L'activité des éléments originels de Golgi atteint son maximum à cette période.

A un stade suivant, l'aire dense commence à disparaître, *pari passu* avec la distribution des corps de Golgi à travers l'oocyte. Il faut mentionner ici que, probablement comme résultat indirect de l'activité des éléments de Golgi, de nombreuses vacuoles naissent dans le cytoplasme, (fig. 6 v) vacuoles qui sont cependant distinctes des sphères vitellines mitochondriales qui naissent plus tard. La période de la formation de l'aire dense et la direction de son activité pour distri-

buer les corps de Golgi à travers le cytoplasme des oocytes dure très peu de temps. Les éléments de Golgi se disposent bientôt après en couches définies.

Une couche en forme d'anneau environ à mi-chemin entre le noyau et la périphérie de l'œuf est bientôt formée. Cette couche périphérique (P. G. A.) comprend généralement les plus grands dictyosomes (fig. 16). Aux stades suivants, cette couche est repoussée à la périphérie par suite de l'accroissement centrifuge de l'œuf. De plus petits éléments de Golgi se rencontrent à ce stade parmi les grands, et il est possible que par un procédé d'accroissement qui est particulièrement marqué ici, ils se transforment en éléments plus volumineux. Des divisions par scissiparité semblent se produire en abondance dans cette région. Une seconde couche d'éléments de Golgi (C. G. A.), consistant en très fins granules apparaît dans la région corticale juste au-dessous de la membrane vitelline (fig. 16). L'espace compris entre ces deux couches contient moins d'éléments de Golgi. Leur présence indique cependant qu'un passage d'une couche à l'autre n'est pas rare. Dans la figure 16, P. G. A. et C. G. A. indiquent la position des deux couches dans des oocytes avancés.

A un stade précédent, des changements remarquables ont lieu dans l'épithélium folliculaire de l'oocyte qui se développe. Les éléments de Golgi des cellules du follicule, qui à des stades plus précoces sont minuscules et généralement sphériques, se rassemblent pour former une grosse masse lâche en étroit contact avec la zona radiata (fig. 14, 16, 24). Cette dernière est traversée dans toute sa largeur par un système radié de fins canalicules (fig. 16) s'ouvrant d'un côté dans les cellules du follicule et de l'autre dans la membrane vitelline fibrillaire. Cette dernière région est pénétrée par un réseau

de prolongements cytoplasmiques venant de l'œuf (fig. 16, 34 fl). Il y a ainsi une voie d'échanges établie entre les cellules du follicule et l'oocyte par les passages de la zona radiata et le réseau fibrillaire de la membrane vitelline (fig. 16). La masse de l'appareil de Golgi dans les cellules du follicule pendant un certain stade de l'activité folliculaire donne de minuscules sphérules qui passent par les fins canalicules radiés de la zona radiata (fig. 23 à 26 et 14, 16) dans la membrane vitelline d'où ils sont conduits au cortex de l'œuf par les prolongements fibrillaires de la membrane vitelline. Les passages radiés remplis de sphérules de Golgi ressemblent à des filaments de grains et sont colorés en noir par le Da Fano et autres méthodes de l'appareil de Golgi.

Des groupes de ces éléments de forme filamenteuse, colorés en noir foncé par le Da Fano, semblent se réunir en bouquet (fig. 14, 16, 24) à intervalles irréguliers à travers la zona radiata. Ils sont invariablement situés du côté des grosses masses de Golgi à l'intérieur des cellules du follicule et en étroit contact avec elles. L'espace entre deux bouquets voisins de canaux remplis de corps de Golgi est transparent et montre les striations radiaires ordinaires. Le passage des sphérules de Golgi de la zona radiata à l'œuf est très rapide, car on trouve relativement moins de sphérules dans la zone de la membrane vitelline, probablement par suite du peu de résistance qu'elle oppose à leur infiltration comparative-ment à celle offerte par les fins passages de la zona radiata. Je ne peux dire si cette migration s'effectue par un procédé osmotique ou par un mouvement de courant du protoplasme venant des cellules du follicule par les passages de la zona radiata et de la membrane vitelline jusqu'à l'œuf, ou bien par une force due à la pression. Les sphérules venus des cel-

lules du follicule forment une couche dense en fine poussière à l'extrême périphérie de l'œuf (fig. 16 C. G. A.). Puis elles se mêlent à la couche corticale des granules de Golgi dérivés de l'appareil de Golgi originel de l'oocyte et ne peuvent absolument pas être distinguées de ces derniers. Leur origine est cependant différente.

A ce stade, quand l'oocyte a juste atteint $1 \text{ }^{\text{m}}/\text{m}$ de diamètre, la région médullaire est remplie de sphères vitellines et de vacuoles. Quand l'oocyte grossit, les sphères vitellines et les vacuoles apparaissent aussi dans la région périphérique. Les éléments de Golgi de la couche périphérique ou de la couche corticale ne semblent pas prendre une part directe à leur formation. La majorité des oocytes commencent à dégénérer quand ils atteignent $1,5 \text{ }^{\text{m}}/\text{m}$ de diamètre. Quelques-uns seulement continuent leur évolution progressive. Malheureusement je ne possède, comme stades ultérieurs, que des oocytes de plus de $3 \text{ }^{\text{m}}/\text{m}$ de diamètre. Ils sont tellement bourrés de sphères et de vacuoles qu'ils ne donnent aucune idée du sort ultime des corps de Golgi. Les corps de Golgi dans ces derniers semblent avoir subi une immense fragmentation et sont difficiles à identifier. Ils semblent être confinés dans les minces taches de protoplasme à la périphérie de l'œuf. Ce qui a probablement lieu, c'est que la zone périphérique des grands éléments de Golgi disparaît par le morcellement de ces éléments en corps plus petits qui se mélangent à ceux de la zone corticale et sont enfin répartis dans le cytoplasme périphérique sous la forme de très fins granules. Ceci est d'accord avec ce qui a été décrit par Gatenby chez la Grenouille, par certains chercheurs de l'école de Cajal, chez les Mammifères et plus récemment par Brambell chez la Poule.

Discussion générale. — Il a été généralement reconnu qu'entre le noyau et le plasma de la cellule existe un actif échange de substances. Un récent travail sur l'appareil de Golgi et les mitochondries tend à prouver que ces formations ont aussi un rôle dans le processus physiologique auquel prend part le noyau, et ne peuvent pas demeurer complètement isolées et non influencées. Weigl (103) étudiant l'oogénèse d'*Helix* et de certains Mammifères et Amphibiens, put établir la présence d'un appareil complexe dans les jeunes oocytes, appareil qui subit ensuite une dissolution qui le répartit dans tout le plasma. En ce qui concerne les oocytes de Mammifères plus âgés, il écrit : « La recherche du sort futur de ces formations — l'appareil de Golgi — rencontre de grandes difficultés ; à cause de leur morcellement en filaments de plus en plus petits, les éléments individuels de l'appareil de Golgi ne peuvent plus être distingués avec certitude des mitochondries ». Il lui fut aussi possible d'observer une semblable dissolution de l'appareil complexe dans les oocytes d'*Helix*. Jan Hirschler, cependant, trouva chez *Ascaris* et *Ciona* qu'à la fin de l'oogénèse les éléments de Golgi ne subissent pas de morcellement et peuvent être distingués sans confusion possible dans l'œuf, des nombreuses petites mitochondries. Chez les Ascidies, il trouve que les éléments de Golgi ne prennent pas part à la formation du vitellus. Ils sont situés sur les sphérules vitellins et les coiffent comme une calotte. D'après lui, dans ce groupe d'animaux, la condition diffuse primaire de l'appareil dans les plus jeunes oocytes coïncide avec l'acidophilie primaire ; l'état complexe (réseau) avec la basophilie et l'état diffus secondaire, avec le second état acidophile du cytoplasme.

Chez *Lymnea stagnalis*, Gatenby (43), de même qu'Hirs-

chler, a montré que les éléments de Golgi de l'oocyte persistent pendant toute l'oogénèse et se divisent pendant la segmentation en blastomères. La continuité des éléments de Golgi dans cette forme a été ainsi démontrée. Mes propres observations sur la Tortue et celles de Brambell sur la Poule montrent que dans les oocytes les plus volumineux, l'accumulation intense du vitellus fait échouer toute tentative de suivre le sort ultime des granules de Golgi avec certitude. Gatenby dit que chez les Mollusques, dans les jeunes cellules germinales, les éléments de Golgi sont situés sur la centrosphère et comme ils se multiplient et se répandent pendant l'oogénèse, ils semblent emporter avec eux la substance de la sphère. On n'a jamais pu mettre en évidence la sphère originelle après la dispersion de l'appareil de Golgi; comme il est de même bien connu que le sort du centrosome originel de l'oogonie à ce stade soit douteux.

Au cours de la segmentation de l'ovule dans la blastula et la gastrula, les corps de Golgi et les mitochondries restent dispersés dans le cytoplasme sans manifester aucune tendance à se localiser en une région particulière de la cellule. Gatenby décrit l'appareil de Golgi comme constitué d'une sphère d'archoplasme telle qu'on en trouve autour d'un centriole (centrosome) sur laquelle s'appuient des bâtonnets plus ou moins fortement colorés. Dans la mitose, les bâtonnets sont complètement séparés, processus appelé par Perroncito dit-tocinese ou dictyokinèse; chaque cellule fille reçoit environ la moitié du nombre originel des bâtonnets; en certains cas, ces bâtonnets sont bifurqués et peuvent se fusionner pour former un reticulum. Le fait que l'appareil de Golgi se disperse à travers le cytoplasme de l'œuf pendant l'oogénèse peut être interprété de deux manières: on peut considérer que cette

dispersion est destinée à permettre à l'activité des éléments de Golgi de se faire sentir en tous les endroits du cytoplasme, ou bien que la dispersion de l'appareil est seulement une préparation à la segmentation subséquente de l'œuf. D'après les preuves données par de nombreux auteurs, il apparaît que l'appareil de Golgi persiste pendant la maturation et la fertilisation sous la forme de fins granules éparpillés. Dans les jeunes oocytes, il se place en une position excentrique juxta-nucléaire. Il peut, ou former l'appareil réticulé typique, ou rester agrégé, comme s'il l'était par quelque force cellulaire, dans l'aire du noyau vitellin. J'ai trouvé que ce dernier état est typique chez la Tortue. Dans le premier cas, il se produit une sorte de reconstitution de l'appareil à partir des fragments épars.

Il est maintenant généralement reconnu que l'appareil de Golgi est une aire de protoplasme spécialisée de forme variée, quelquefois définitivement polarisée. Une partie de la matière dont il est composé est soluble dans l'alcool. Il devient noir par le traitement prolongé à l'acide osmique et montre une affinité marquée pour les sels d'argent. Dans les cellules somatiques des Mammifères et de la majorité des Vertébrés, il prend la forme d'un dense réseau formé de branches anastomosées de disposition variée. Il peut être ramassé en une masse compacte ou réparti à travers le cytoplasme en fragments isolés. Il peut montrer des différences morphologiques même dans des cellules voisines dans une même espèce. Cowdry (22) croit que les variations de sa morphologie sont en étroite connexion avec les variations de l'organisation et de la fonction de la cellule.

Quelques cellules semblent remplir leur fonction avec un très grand appareil de Golgi (cellules glandulaires) tandis que

d'autres le font avec un appareil relativement réduit (cellules musculaires). Un point d'un grand intérêt et d'une grande importance est que l'appareil de Golgi peut se mouvoir dans le cytoplasme d'une manière définie. Dans les cellules des acinis du pancréas et celles des glandes salivaires où la polarité sécrétoire est fixée, il semble être toujours placé entre le noyau et la lumière. Brambell, dans les cellules de l'épithélium glandulaire de l'oviducte de la Poule, décrit un état particulier dans lequel l'appareil de Golgi semble se produire *de novo* autour du centrosome, la plus grande partie de l'appareil originel ayant été sécrétée de chaque cellule dans la lumière de l'oviducte.

On a affirmé que l'appareil de Golgi, ou au moins une partie, est de nature lipoïdique. Gatenby pense que la constitution de l'appareil est plutôt analogue à celle des mitochondries, c'est-à-dire protéique en quelque sorte, unie à une phospholipine. Bowen (1920) pense qu'elles sont faites de deux matières, l'une se colorant légèrement et l'autre fortement. Hyman (1923) distingue aussi une substance « chromophile » périphérique, entourant une masse centrale de matière « chromophobe ». Cowdry (1924) pense qu'il n'y a pas beaucoup de raisons de croire que l'appareil de Golgi des tissus somatiques des Vertébrés supérieurs soit hétérogène au même sens. De plus, il suggère que l'appareil de Golgi tel qu'il est révélé dans les préparations fixées pourrait être un résultat artificiel de technique. Le soulignement noir foncé donne une fausse idée de solidité, car l'aire occupée par l'appareil de Golgi est actuellement de nature liquide.

Kite et Chambers, Peterfi et Olivo ont montré par la micro-dissection qu'il n'y a aucune aire résistante dans les

cellules pouvant faire admettre la présence d'un réseau rigide. Chez les Mammifères, Cowdry (1922) croit que la densité de l'appareil de Golgi est la même que celle du reste du protoplasme, puisqu'il ne peut pas être déplacé par la centrifugation. Parat et Bergeot ont montré dans l'intestin et l'estomac de Batraciens que l'appareil de Golgi ne pouvait être considéré comme formé de lipoides.

Bien que 26 ans se soient écoulés depuis la découverte des corps de Golgi, on ne connaît pas encore de techniques spécifiques et dignes de confiance en dehors de celles de Da Fano, Golgi, Mann-Kopsch et de Nassonov. Celles de Da Fano et de Nassonov cependant et, en de nombreux cas celle de Mann-Kopsch, donnent des résultats très satisfaisants. Chez les Tortues, on trouve le corps de Golgi imprégné en noir très foncé dans le fixateur de Da Fano, sous une forme typique dans les cellules germinatives indifférentes de l'épithélium. Dans les jeunes oocytes, après s'être dégagés de l'aire dense juxta-nucléaire, les éléments de Golgi se disposent en deux couches : une couche périphérique (P. G. A.) consistant surtout en plus grands dictyosomes, l'autre se dirigeant aux plus extrêmes limites de l'oocyte et formant une couche corticale (C.G.A.) de plus fins granules (fig. 16-23). La région médullaire en est nettement dépourvue.

Les éléments de Golgi de l'oocyte sont aussi renforcés par l'addition de grains venant d'une source extérieure. L'épithélium folliculaire devient très actif à une certaine période et fournit à la périphérie de l'œuf une grande quantité d'éléments de Golgi. Cette augmentation de force venue de dehors pour le complexe de Golgi de l'oocyte est remarquable. Un regard sur la figure 14 montre trois formes bien visibles :

1° La disposition périphérique des corps de Golgi dans la couche corticale (C.G.A.);

2° Les passages radiaux filamenteux de la zona radiata remplis de sphérules de Golgi (G. ch);

3° La grande masse lâche des sphérules et des granules de Golgi dans les cellules du follicule.

De grands corps de Golgi dans les cellules du follicule et aussi à la périphérie de l'œuf ont été récemment observés par Brambell chez la Poule (7). Il aboutit à la conclusion que la couche périphérique dérivait en quelque sorte de l'épithélium folliculaire. La manière exacte dont se fait le passage des éléments de Golgi de l'épithélium folliculaire à l'oocyte en train de se développer a été décrite ici pour la première fois. On peut objecter que la zona radiata à ce stade devient entièrement argentophile, qu'elle est facilement imprégnée par l'argent, et que ceci provoque les structures noires filamenteuses (G. ch) qui sont seulement des striations radiales. Il y a quatre objections à cette manière de voir (fig. 16) :

1° Le bouquet de filaments noirs se trouve presque toujours du côté et très près de la grosse masse de Golgi des cellules du follicule;

2° Dans la zona radiata, les espaces compris entre des filles voisines sont relativement transparents, ce qui montre leur résistance à l'imprégnation à l'argent;

3° Les striations claires radiales caractéristiques ne se confondent pas avec les espaces mentionnés ci-dessus qui sont généralement dépourvus de corps de Golgi;

4° Certaines cellules folliculaires sont pratiquement dépourvues d'éléments de Golgi, sauf quelques grains isolés mais la région de la zona radiata qui leur correspond montre quelques filaments noirs. Ce sont, je crois, des cellules qui

ont déversé leur contingent d'éléments de Golgi et les quelques filaments noirs représentent les derniers stades du passage des granules de Golgi à l'œuf.

De nombreux auteurs ont démontré que les éléments de Golgi s'accroissent par un processus d'élaboration de matière cytoplasmique. La fonction de l'appareil de Golgi cependant demeura encore incertaine. Il a été considéré comme étant en relation avec le processus de sécrétion des cellules glandulaires par Da Fano, Cajal, Nassonov, Parat et Painlevé, et d'autres; aussi avec la formation du vitellus dans les oocytes de certains animaux, par Hirschler, Ludford, Gatenby et Woodger; et aussi comme prenant part à la formation de l'acrosome dans la spermatogénèse par Gatenby et d'autres. Cajal (1915), Kolster et Pappenheimer (1916), ont de vagues idées en ce qui regarde son rôle dans les sécrétions (salivaire et pancréatique). Sagouchi (1920) pense que l'appareil forme une « secretogeneous area » au-dessus du noyau, dans les mailles de laquelle apparaissent les grains de sécrétion provenant du chondriome. Nassonov (1923-24) n'est pas sûr du rôle du chondriome dans la formation de la sécrétion. Bowen comme Nassonov trouve les grains de sécrétion dans le « réseau » mais n'est pas sûr de leur origine. Sagouchi admet l'intervention du chondriome. Parat et Painlevé (1925) ont récemment montré, ce qui me semble très concluant, que les grains de sécrétion sont formés par les vacuoles (vacuome) et par les vacuoles seules, par un processus de condensation. Le rapport de ces vacuoles avec l'appareil de Golgi a été discuté au chapitre des colorations vitales.

V. — Les Mitochondries

Historique. — (Chondriome). Il n'est pas facile de savoir à qui est due la découverte des mitochondries, car entre 1870 et 1890, elles furent observées et décrites sous différents noms par de nombreux auteurs. Flemming, en 1882, décrivit dans la cellule des granules et des filaments, et s'appuya sur ses découvertes pour proposer sa théorie « filaire » du cytoplasme. Mais il travaillait avec des fixateurs contenant de l'acide acétique qui dissout les mitochondries et laissait échapper à ses yeux un important constituant du cytoplasme.

Altmann en 1890, eut l'idée d'utiliser un fixateur ne contenant pas d'acide acétique ; il put ainsi conserver les mitochondries, mais aussi le zymogène et la graisse, toutes formations qu'il confondit sous le nom générique de « Bioblastes ». Leur analogie avec les bactéries lui donnait à penser qu'elles représentaient les plus petites particules vivantes. Zoja (1891), à la suite de Maggi (1878), décrivit les mitochondries sous le terme de « Plastiduli fucsinofili » et aboutit à l'intéressante conclusion qu'elles jouent un rôle dans la nutrition.

Pendant les dix années suivantes, Virchow et d'autres portèrent leur attention sur le noyau. Pour cette étude, on employa des fixateurs qui détruisaient les mitochondries ; les recherches sur les inclusions cytoplasmiques furent ainsi retardées. La méthode actuelle de l'étude des mitochondries commença avec les recherches de Benda (1893) sur la sper-

matogénèse. Cet auteur modifia le fixateur de Flemming en réduisant la proportion d'acide acétique et inventa la coloration au cristal violet. Il fut aussi, en 1898, l'auteur de l'introduction du terme « mitochondries ». Meves, en 1908, donna une forte impulsion à l'étude des mitochondries par la déclaration hâtive que les mitochondries constituent en partie le matériel support de l'hérédité. Son hypothèse de la continuité mitochondriale (1918) suivant laquelle les mitochondries ne naissent pas *de novo* dans le cytoplasme, mais toujours par division d'unités pré-existantes, est difficile à admettre et manque d'une confirmation expérimentale. A peu près au même moment la chromatine considérée comme base de l'hérédité recevait son plus ferme appui des mains de Morgan et d'autres.

Nous devons beaucoup à Regaud et à son école, à Fauré-Fremiet, Mayer et Shæffer, en ce qui concerne la constitution chimique des mitochondries qui seraient constituées de phospholipines et d'albumine. L'introduction de la coloration au vert janus fournit une méthode nouvelle et de grande valeur pour l'étude des mitochondries dans les cellules vivantes. L'adaptation des méthodes de culture de tissus par Champy (1912, 1913), les Lewis (1914), et G. Levi (1916, 1922) à l'étude des mitochondries fut fort précieuse. Le travail de Goetsch (1916) sur les adénomes de la glande thyroïde a montré l'importance du rôle que jouent les mitochondries dans les processus pathologiques.

La « théorie chromidiale » est due à Hertwig (1902). Dobell (1909) définit les chromidies comme des fragments de chromatine, quelles que soient leur forme ou leur fonction, qui sont disséminés dans la cellule sans être localisés de façon définie. Sous le terme général de « chromidies » sont grou-

pées des substances variées (synonymes : corps de Nissl, substance basophile, ergastoplasme, chromatine extra-nucléaire, etc...), qui ont une affinité générale pour les colorations basiques, et ont un rapport supposé avec la chromatine nucléaire. On leur attribue même le pouvoir de reformer plus tard d'autres noyaux.

Prenant (1910) pensait que les mitochondries avaient une constitution différente de la substance nucléaire et de la substance protoplasmique. Regaud et Mavas, Schreiner et Hildgard ont distingué l'ergastoplasme du chondriome. Bouin, Laguesse, Schultze, Hoven, Champy, Duesberg et Da Costa pensent que c'est une seule et même chose. Hoven croit que les différences sont dues à une insuffisante fixation. Une étude détaillée par de nombreux observateurs montre que le chondriome peut être modifié (Champy), disparaître en partie (Hoven), ou plus simplement être masqué (Levi) dans certaines phases de l'activité, et cette réduction ou cette transformation correspond à la disparition de l'ergastoplasma.

La conception chromidiale des mitochondries établie par Hertwig (1903) et R. Goldschmidt (1905) a été soutenue avec certaines modifications par Popoff, Buchner, Jørgensen, Schaxel, Moroff, Ehrlich, Reichenov et Issakowitsch. Giroud (1925) dans un récent article a discuté ce problème et est arrivé à la conclusion que l'ergastoplasme et les chondriosomes sont une seule et même chose.

Observations. — Les mitochondries se présentent à des stades précoces de l'oogonie sous la forme de quelques granules épars et très petits. Elles sont peu nombreuses et généralement situées près du noyau (fig. 10 M.). Malgré une recherche attentive, on ne peut les suivre dans les cellules

germinales épithéliales. La figure 10 est un schéma à la chambre claire d'une portion de la couche épithéliale germinale, elle montre la métamorphose de certaines cellules épithéliales indifférentes en cellules germinatives. C'est une préparation au Flemming sans acide acétique, colorée par l'alun et l'hématoxyline au fer.

Dans les jeunes oocytes (fig. 11) leur nombre ne semble pas augmenter d'une manière perceptible, il est très difficile de les apercevoir, on ne le peut que par une coloration convenable. Elles sont mises en évidence quand les corps de Golgi se disposent autour de l'aire dense contre le noyau (archoplasme ?). A ce stade (fig. 12), elles se multiplient et deviennent très nombreuses. On les trouve soit en taches (M.P.), soit en granules isolés, répartis à travers le cytoplasme. Elles sont cependant situées d'une manière plus compacte dans l'aire dense (archoplasme) et autour de cette aire qui fonctionne pour elles comme un foyer d'activité, de la même manière que pour les éléments de Golgi (fig. 20).

Leur disposition en taches (chondriome) est caractéristique et elle dure jusqu'à une période avancée du développement. Cette période est aussi marquée par une croissance rapide et une multiplication, probablement par division. L'aire cytoplasmique (archoplasme ?) semble jouer un grand rôle dans ce processus. Elle stimule non seulement la croissance, la multiplication et la répartition des mitochondries, mais aussi la formation de minuscules sphères de vitellus (fig. 29 Y), qui sont abondantes en cette région. Après que les mitochondries ont atteint leur stade de répartition et de multiplication maximum, elles se disposent en deux couches plus ou moins définies. L'une forme la couche corticale externe (M. C.) sous la membrane vitelline, l'autre est plus centrale, autour

de l'aire cytoplasmique claire périnucléaire (M. N.). L'espace compris entre les deux couches contient en abondance des éléments de Golgi, des substances expulsées du noyau et des mitochondries éparses (fig. 18). Longtemps avant l'arrangement des mitochondries en couches définies, la formation du vitellus commence autour de l'aire dense près du noyau (archoplasme ?). Les mitochondries, soit par élaboration de matériaux dans leur substance, soit par absorption des substances nécessaires dans le cytoplasme environnant, se gonflent en sphères d'environ 3 ou 4 fois leur grandeur normale. Elles se convertissent alors directement en sphères vitellines que j'ai désignées pour plus de commodité sous le nom de sphères vitellines mitochondriales (fig. 32 C. Y. — P. Y.).

Discussion générale. — Près de 35 ans se sont écoulés depuis la découverte des mitochondries. Le nombre des articles sur ce sujet depuis lors est de plusieurs centaines, et nous sommes encore dans le doute en ce qui concerne leur nature exacte et leur signification dans l'économie du corps cellulaire. La part — s'il en est une — qu'elles jouent dans la transmission héréditaire des caractères reste encore à trouver. Comme les corps de Golgi, elles prennent des formes variées. Elles peuvent être granuleuses, sphériques, en bâtonnets droits, courbés, tordus, ou même en forme de branches aux extrémités arrondies. Elles sont souvent filamenteuses particulièrement dans les cellules glandulaires et nerveuses. Par occasion, elles peuvent former des réseaux étendus. Elles sont de consistance semi-fluide et possèdent des propriétés de lipoides. On les a trouvées dans tous les organismes examinés, sauf les bactéries. Elles donnent une réac-

tion colorante caractéristique quand on fait agir le vert Janus B (Cowdry, Michaëlis, Laguesse) en très faible solution. Elles prennent d'abord une coloration vert bleuté, puis peuvent après réduction du colorant devenir roses. Elles sont très solubles dans l'alcool, l'acide acétique, etc, et se colorent bien par les méthodes d'Altmann, Benda, Bensley, Champy-Küll etc... La méthode de Regaud au formol-bichromate et l'hématoxyline au fer est aussi très élective.

Jan Hirschler (63) dans son travail sur les Ascidies a montré qu'une grande confusion existe dans l'identification des mitochondries et il est sûr que les mêmes structures ont été décrites une fois comme mitochondries permanentes, une autre fois comme chromidies transitoires dérivées du noyau. Chez les Ascidies, les mitochondries sont ou granuleuses ou en filaments. Jan Hirschler pense, qu'au moins chez *Ciona*, les mitochondries sont granuleuses à tous les stades de la fin de la croissance, et que les stades linéaires sont dus au gonflement et à la jonction des mitochondries d'où résultent de petits filaments. D'après lui, c'est un changement artificiel.

Van Durme (100) dans l'oocyte d'Oiseau décrit trois zones mitochondriales :

- 1° Une zone corticale étroite de sphères mitochondriales;
- 2° Une zone endoplasmique avec un réseau mitochondrial à larges mailles;
- 3° Une zone exoplasmique avec un réseau à mailles plus fines.

Chez la Poule, Brambell (7) établit qu'on trouve les mitochondries éparpillées dans tout le cytoplasme de la cellule, mais la majorité est groupée en un nuage dense ordinairement sphérique, près du noyau. Il est excentrique, le plus loin de

la périphérie de la cellule, au pôle végétatif. Les mitochondries isolées et petites sont en bâtonnets ou sphériques. Au centre du nuage mitochondrial se différencie le corps vitellin mitochondrial. D'après Brambell ce corps vitellin mitochondrial est séparé et distinct du noyau vitellin de Balbiani, qui est situé en relation avec la centrosphère. Il dit aussi que ce corps vitellin mitochondrial consiste en une partie centrale aisément colorable, de texture très homogène, et en une zone externe étroite, qui est beaucoup moins colorable. On trouve aussi une ou plusieurs petites vacuoles dans la région centrale.

Le corps vitellin mitochondrial commence bientôt à disparaître. Il se brise d'abord en ses parties constituantes, les mitochondries isolées se dispersant à travers le cytoplasme.

Chez les Tortues, j'ai pu trouver ce nuage mitochondrial (fig. 20) dans une préparation au Champy-Küll. Il me semble, quant à moi, avoir avec le noyau le même rapport que le noyau vitellin de Balbiani. Il y a une aire cytoplasmique distincte, dense, difficilement colorable qui correspond, je crois, à l'aire de l'archoplasme (fig. 20 A. P.). C'est pourquoi je suis d'avis que chez la Tortue, le nuage mitochondrial et les corps de Golgi occupent tous deux la même région, l'aire du noyau vitellin de Balbiani. Un corps vitellin mitochondrial séparé peut préexister mais je crois qu'il est, soit temporaire, soit artificiel. La figure 9 montre un oocyte dans lequel les substances nucléolaires expulsées du noyau et les taches mitochondriales (chondriome) sont groupées à un pôle de la cellule. Cette région montre aussi quelques vacuoles et le début des sphères vitellines. Dans les coupes surcolorées, cette aire semble une aire de chondriome volumineux.

se. Les coupes bien colorées cependant révèlent facilement sa vraie nature.

Bulliard (11) dans les œufs d'*Emys lutaria* trouve des résultats intéressants à comparer aux miens. Il pense que le corps vitellin de Balbiani n'est pas si bien limité que chez les Batraciens. Le cytoplasme est plus foncé à la place du noyau vitellin; les chondriocentes y sont groupés d'une manière plus dense, spécialement à la périphérie de la zone, et ils sont longs et flexueux. Il ajoute de plus, qu'il n'a pas vu dans les oocytes la capsule centrale, mais seulement une zone plus claire au centre de la masse mitochondriale. Cette description cadre parfaitement avec ce que j'ai constaté chez la Tortue. Je n'ai aussi jamais pu voir les centrosomes dans l'aire archoplasmique; où je diffère de Bulliard c'est que je n'ai jamais trouvé les mitochondries longues et flexueuses. Au contraire, elles étaient, dans mes préparations, sphériques, granuleuses et rarement sous forme de courts bâtonnets.

De même que dans le cas de l'appareil de Golgi, la période de repos du chondriome dans la région vitelline de Balbiani est très courte chez la Tortue. Les taches de mitochondries (chondriome) se dispersent bientôt hors de cette région et sont d'abord réparties indifféremment à travers le cytoplasme (fig. 12 M. P.). Plus tard, les mitochondries isolées se séparent des taches et se disposent en deux couches définies (fig. 18) : une couche corticale externe (M. C.) et une couche médullaire interne (M. M.). Il est particulièrement remarquable à cette période que l'aire claire de protoplasme périnucléaire (fig. 18 C) est entièrement libre de mitochondries et de corps de Golgi, et contient seulement des substances expulsées du noyau émigrant vers la périphérie.

VI. — Le Noyau et la Migration de Substances Nucléolaires dans le Cytoplasme

Historique. — Dès 1872, Eimer observa chez *Lacerta* que les nucléoles se groupent près du centre du noyau à des stades précoces et deviennent périphériques à des stades suivants. Chez la Tortue, il reconnaît une masse granuleuse centrale et une zone périphérique de nucléoles près de la membrane vésiculaire, les plus petits nucléoles étant homogènes et les plus grands contenant des vacuoles.

Will (1884) décrit une migration des nucléoles hors de la vésicule germinative dans le vitellus. Il croit que ces substances issues du noyau se transforment directement en granules vitellins et peuvent aussi donner naissance au noyau vitellin. Leydig et Scharff (1888) confirment les observations de Will. En 1897, Carnoy et Lebrun provoquèrent une controverse en déclarant dans leur travail sur la vésicule germinative des Amphibiens que les nucléoles viennent des chromosomes et que les chromosomes procèdent des nucléoles. Il y a ainsi présents, suivant ces auteurs, des nucléoles de plusieurs générations. En 1904, Munson décrivit chez la Tortue comme noyau vitellin quelques formations bizarres, d'aspects très variés, quelquefois situées contre la vésicule germinative, quelquefois très éloignées d'elle et comme brisées. Il leur attribue une origine en partie nucléaire, en partie cyto-

plasmique. Récemment Buchner (1918) et Gatenby (1920) ont décrit chez les insectes des noyaux secondaires ou accessoires. Parmi les nombreux faits intéressants qui ont été constatés au sujet de ces noyaux, aucun n'est plus remarquable que celui qui les présente comme ayant une origine nucléaire et un contenu chromatinien.

Le Noyau Vitellin de Balbiani. — Ce nom a donné lieu à une confusion désespérante car les structures les plus variées ont été décrites sous cette étiquette par les nombreux auteurs ayant travaillé la question. Le noyau vitellin a d'abord été étudié par M. Balbiani chez *Geophilus* en 1864, puis par Waldeyer (1878) et Balbiani (1873) chez les Amphibiens et les Poissons osseux.

Dans les œufs, à un certain stade du développement, une zone sombre en forme de croissant, coiffant le noyau, apparaît dans le cytoplasme. C'est cette aire qui est généralement décrite sous le nom de noyau vitellin de Balbiani. Le noyau vitellin est entouré par l'appareil de Golgi ainsi que cela a lieu chez les Vertébrés (Sjövall, Weigl) ou bien, ainsi qu'on l'a montré, il ne montre pas ce rapport topographique, par exemple chez *Helix* (Weigl). Plusieurs auteurs antérieurs ont noté que le noyau vitellin contient le centrosome à son intérieur, par exemple chez les Mammifères (Winiwarter, Van der Stricht, Gurwitsch, Skrobansky), chez les Amphibiens (Lams), chez les Téléostéens (Cunningham), chez les Oiseaux (d'Hollande⁽¹⁾), chez *Proteus* (Jørgensen) et chez les Sauropsidés (Loyez).

On sait d'autre part, que dans l'oocyte humain (Van der

(1) Une revue très complète de la première littérature sur ce sujet a été donnée par Loyez (73).

Stricht) et chez beaucoup d'autres Vertébrés (Lams, Van der Stricht, Hirschler) il peut y avoir plusieurs noyaux vitellins. Or, en présence du fait que l'oocyte a seulement une centrosphère, sur laquelle repose l'appareil de Golgi, nous devons regarder les autres noyaux vitellins comme privés de centrosome et d'appareil de Golgi. Hirschler conclut ainsi que dans les jeunes oocytes de Vertébrés, il existe deux sortes de noyaux vitellins suivant leur place par rapport à l'appareil de Golgi et au centrosome :

1° Ceux qui contiennent le centrosome et sont entourés par l'appareil de Golgi ;

2° Ceux qui n'ont rien de commun avec l'appareil de Golgi et le centrosome.

Il pense que l'on doit réserver le nom d'idiosome aux premiers. Munson conclut que beaucoup de corps décrits comme noyaux vitellins sont en réalité les centrosphères persistantes de l'œuf.

M. Henneguy (1893) définit le corps vitellin de Balbiani comme « un corps central entouré d'une zone de protoplasme « plus ou moins modifié, qui donne à cette formation l'aspect d'un élément cellulaire ». Il croit que c'est un produit de la tache germinative ou une tache germinative entière sortie de la vésicule et pénétrée dans le vitellus. D'Hollander signale chez l'Oiseau, que dans la zone du noyau vitellin de Balbiani, il y a un corps central, arrondi, contenant un ou plusieurs granules chromophiles entouré d'une zone claire. Il considère cette formation sphérique comme le noyau vitellin de Balbiani et la zone sombre en entier comme la « couche vitellogène de Van der Stricht ». D'Hollander croit de plus que ce qu'il nomme ainsi noyau vitellin de Balbiani est la centrosphère de l'oocyte. Brambell (7), après avoir comparé

ses figures avec celles d'Hollander, Woodger et Von Berenberg-Gossler, est arrivé à la conclusion que le corps sphérique est sans aucun doute le centrosome. Loyez, dans un intéressant ouvrage sur l'oogénèse des Reptiles, Oiseaux et Céphalopodes, décrit aussi une couche ou masse vitellogène au voisinage de la vésicule germinative des jeunes oocytes. Elle observe aussi un « corps vitellin » à l'intérieur de cette zone sombre, principalement formé par les restes du centrosome et de la sphère attractive.

Van Durme décrit ce corps sous le nom de « corps vitellin de Balbiani » et l'identifie avec la centrosphère décrite par d'Hollander sous le même nom. Cependant, elle ne peut pas le distinguer de la vraie centrosphère. Loyez constate que deux formations différentes ont été décrites sous le terme de corps vitellin. Elle dit que c'est le centrosome et le reste de la sphère attractive qui constitue une sorte de corps vitellin dans les très jeunes oocytes des Oiseaux et des Reptiles. Dans les œufs plus âgés de Reptiles, il y a un corps duquel se détachent des globules qui semblent fournir des substances à la formation du vitellus. Elle pense que ce dernier corps, le corps vitellin mitochondrial, est probablement originaire du noyau.

Brambell, chez la Poule (7), trouve une centrosphère (archoplasme) avec des centrosomes diploïdes, entouré par un large appareil de Golgi. Il décrit aussi un second corps en étroit contact avec le noyau, qu'il appelle le « nuage mitochondrial ». Il est composé de mitochondries étroitement massées, en forme de courts bâtonnets et de sphères. Il croit que ce nuage mitochondrial correspond à la couche vitellogène ou palléale de Van Durme. D'après Brambell, une aire sphérique, facilement colorable, qu'il appelle le « corps vitellin

mitochondrial », se différencie au milieu de ce nuage mitochondrial. Il croit que ce corps est formé par la fusion de mitochondries et, bien que temporaire, n'a rien d'artificiel.

Jan Hirschler pense que les noyaux vitellins sont des structures plasmatiques déjà présentes dans les cellules depuis le début de l'oogénèse et dont les réactions de colorabilité se rapprochent assez de celles des mitochondries. Ils apparaissent compacts en forme de granules. Plus tard, dans la croissance, ils se différencient en une partie centrale claire et une couche périphérique plus sombre. Il pense de plus que chez les Ascidies, l'appareil de Golgi ne se tient pas en une position topographiquement fixée par rapport aux noyaux vitellins. Il a noté dans les oocytes des Ascidies plusieurs noyaux vitellins en étroit contact avec le noyau, qui peuvent entrer en connexion avec lui par un étroit pédoncule. Il a trouvé que c'étaient des structures transitoires.

Gatenby, chez *Ornithorhynchus*, décrit la présence de centrioles ou granules dans la centrosphère qui est entourée par un nuage de granules qu'il a identifiés à des mitochondries. Cowdry pense que le noyau vitellin est principalement composé de la substance de la sphère attractive provenant de l'interaction du noyau et du cytoplasme.

Chez les Ascidies, Hoderns pense que les noyaux vitellins ont leur origine dans les « Nebennucleolen » qui sont venus du noyau de l'œuf dans le vitellus. Loyez pense que le nucléole doit abandonner une partie de sa substance pour s'échapper dans le cytoplasme, substance qui forme les noyaux vitellins. Schaxel assimile les noyaux vitellins aux chromidies, dont il a observé l'émission du noyau de la cellule dans les jeunes oocytes de *Ciona*.

A ces exposés suivant lesquels existent plusieurs nucléoles

dans le noyau, s'opposent les observations d'O. Hertwig, Sebatier, Sommer et Hirschler. D'après ce dernier, il n'y a pas une telle dissolution du nucléole chez *Ciona*, bien qu'il soit généralement reconnu que dans de nombreux cas de Vertébrés le nucléole subit une fragmentation.

Observations. — Dans les cellules progerminatives et les oogonies complètement formées, le nucléole peut être facilement coloré. Dans ces dernières, on rencontre quelquefois jusqu'à trois corps nucléolaires. Dans les jeunes oocytes, les nucléoles semblent subir une fragmentation et finissent par former plusieurs corps sphériques qui ont tendance à se localiser à la périphérie du noyau (fig. 9). Le nucléole originel disparaît à un stade très précoce. Il est à noter que tous les fragments nucléolaires à l'intérieur du noyau sont toujours sphériques et ne paraissent pas changer de forme d'une manière perceptible, excepté, rarement, lorsqu'ils semblent se fragmenter. Le grand nombre des nucléoles à l'intérieur du noyau laisse à penser qu'ils peuvent aussi naître *de novo*.

A un stade plus avancé, les sphères situées à la périphérie du noyau viennent au contact de la membrane nucléaire et ces corps commencent à être expulsés. Les substances émises du noyau (fig. 9, 27 N L. E X) d'abord sphériques, se dirigent invariablement vers la périphérie de l'œuf et pendant cette période de migration tendent à devenir de très grande taille et de forme irrégulière (fig. 27, 30, N L. E X). Dans les premiers stades à une certaine période un grand nombre de ces corps tendent à se masser d'un côté de l'œuf (fig. 9 N L. E X). Ces émissions nucléolaires prennent toutes sortes de formes fantastiques (fig 28 à 30) et perdent graduellement leur propriété chromophile. On peut ainsi les

distinguer facilement des dernières substances expulsées situées près du noyau et fortement colorées. Le processus de l'expulsion atteint son maximum quand les couches de Golgi et celles des mitochondries sont bien établies et que la formation du vitellus a bien commencé. A ce stade, l'oocyte entier, à l'exception des régions périphériques extrêmes, est rempli de substances expulsées du noyau de toutes grandeurs et de toutes formes (fig. 27 à 30).

A des stades suivants, elles envahissent les régions périphériques, se désagrègent et se dissolvent dans le cytoplasme général. La croissance des sphères nucléolaires situées à l'intérieur du noyau est visible jusqu'à la fin de l'oogénèse. Ceci montre qu'elles ont le pouvoir de se fragmenter ou de se diviser, de croître et d'être expulsées, quoique avec une intensité moins marquée dans les derniers stades, pendant toute la période de croissance de l'oocyte. Il est aussi possible que les nucléoles puissent se former *de novo* dans le caryoplasme, si l'on en juge par leur grand nombre et la rareté des cas de division ou de fragmentation.

Pendant la croissance, l'épithélium folliculaire atteint un stade où les cellules sont de forme cubique. Les noyaux sont ronds et de taille relativement grande. Il y a un nucléole distinct et de plus petits grains chromatiques de grandeurs variées à l'intérieur du noyau. De petits granules en contact avec le nucléole donnent l'impression qu'il bourgeonne. Il semble y avoir à ce stade une grande activité nucléaire, mais on ne peut montrer si des matériaux nucléaires sont alors expulsés.

Le noyau vitellin de Balbiani sera discuté plus loin.

Discussion générale. — Une intéressante controverse s'est élevée sur la nature des substances nucléolaires émises par le noyau. Les partisans de la théorie des chromosomes objectent à l'identification des nucléoles expulsés qu'ils sont de nature chromatique et dérivés des chromosomes définitifs. Jusqu'à présent, les colorants ne se sont pas montrés très concluants pour la solution définitive du problème. Gatenby (44), Buchner (10) et d'autres ont montré que les noyaux secondaires dérivent des fragments expulsés qui, dans le cas de formes telles que *Myrmecina* ou *Apanteles*, doivent être considérés comme étant d'origine nucléolaire. Il semble cependant possible que des fragments du nucléole puissent former un vrai noyau ayant une membrane nucléaire, des filaments de linine et un nucléole. Gatenby a donné trois modes possibles d'interprétation :

1° Le nucléole représente une seconde chromatine d'une certaine espèce, séparée des chromosomes ;

2° Ou sa chromatine dérive des chromosomes ;

3° Ou il y a une substance dans la cellule autre que la chromatine, qui a le pouvoir de former des corps semblables aux noyaux ordinaires, sauf en ce qu'ils ne contiennent pas de vraie chromatine. Dendy (29) et Gatenby ont montré dans l'éponge *Grantia compressa* que les chromidies de Jørgensen sont d'origine nucléolaire. Le travail de Schaxel, sur l'émission de la chromatine chez quelques Invertébrés, est intéressant ; mais il est difficile d'accepter son opinion, car il n'a pu établir que ses granules sont de la chromatine ou qu'ils sont émis à travers la membrane nucléaire. Il faut admettre le fait que l'on connaît très peu de choses sur les relations entre le nucléole et les chromosomes. Carleton (15) a montré que le nucléole de certains Vertébrés contient un centre argentophi-

le. Pendant la mitose, ce centre qu'il appelle une nucleolinus (*Hæckel*) ne perd pas son individualité, mais se divise et peut se retrouver dans les deux groupes de chromosomes de la télophase. Il a aussi observé que le nucleolinus peut être associé avec un nucléole du type soit karyosome, soit plasmosome.

On sait que les nucléoles passent du noyau dans le protoplasme d'une des deux manières suivantes : ou bien ils sont expulsés en entier, perdent leurs propriétés de coloration et se fragmentent; ou bien ils se désintègrent à l'intérieur du noyau, les produits de leur désintégration passant alors dans le cytoplasme à travers la membrane nucléaire sous forme de petites particules, ou en solution. Loyez (73) décrit trois modes de formation des nucléoles :

1° Ils peuvent résulter des divisions du nucléole primitif de l'oocyte;

2° Dériver de la transformation de la chromatine, naissant des chromosomes eux-mêmes dont ils se détachent;

3° Ils peuvent se former dans le caryoplasme sous la forme de granules qui s'accroissent peu à peu.

La rapidité avec laquelle croissent les nucléoles, leur nombre immense dans le noyau, leur constante expulsion et leur rénovation à l'intérieur du noyau me conduisent à croire que chez la Tortue la majorité des nucléoles sont formés dans le caryoplasme. Le nucléole primitif disparaît à un stade très précoce, se divisant probablement pour donner les nucléoles des premiers oocytes. L'activité nucléolaire et les expulsions (fig. 27-30) sont si intenses à un certain stade, qu'il est probable que les nucléoles se multiplient par division, bien que je n'aie jamais pu observer un tel processus. Les plus gros nucléoles semblent quelquefois avoir des vacuoles.

Loyez n'a observé de substances expulsées que dans les

plus jeunes stades des oocytes seulement. Je trouve que ces expulsions se poursuivent longtemps après la formation des corps vitellins. Munson (80) a pris ces substances pour le noyau vitellin et les a décrites comme des formations bizarres, d'aspects variés. Ludford (76), en décrivant les substances émises par le noyau dans l'oocyte de *Patella*, fait une différence entre les parties basophiles et acidophiles du nucléole, parties qui peuvent se séparer en corps sphériques distincts. Il suggère que la substance acidophile expulsée du noyau peut être en relation avec la formation du vitellus. Gatenby (49) décrit un type remarquable de substances expulsées chez *Saccocirrus* et montre qu'elles donnent naissance plus tard à la masse de nourriture en réserve de l'œuf. Je ne peux pas dire le rôle que jouent les nucléoles expulsés chez la Tortue, dans la formation des sphères vitellines. D'après les preuves actuelles, ils ne semblent pas donner directement naissance aux sphères vitellines. Ils se désintègrent en atteignant la périphérie de l'œuf et sont absorbés dans le cytoplasme. Ils perdent à ce moment leur pouvoir de se colorer, ce qui rend impossible la recherche de leur dernier sort.

Noyau Vitellin de Balbiani. — Cette structure a été décrite avec une variété de noms étourdissante, par exemple : corps vitellins, couche ou masse vitellogène (Van Durme), corps de Balbiani (d'Hollander), parasome (Laguesse), Dotterhorns, expulsions nucléolaires, centrophormies, (Ballovit), Centralkapseln (Heidenhain), centrothèque, pseudo-chromosomes, canalicules, filaments, appareil de Golgi, sphère attractive etc...

Le travail de Brambell (7) chez la Poule essaie de démontrer que le noyau vitellin de Balbiani et le corps vitellin mi-

tochondrial sont des formations distinctes et différentes. Le premier comprend la centrosphère et le corps de Golgi; le second ne contient ni corps de Golgi ni centrosphère, mais des corps mitochondriaux ou chondriome. Ces deux corps sont situés au voisinage immédiat du noyau. Parat et Painlevé ont conclu de leurs examens vitaux sur des œufs d'Axolotl que le corps vitellin est formé à la fois par l'appareil de Golgi (vacuome de ces auteurs) et par le chondriome.

Après un examen attentif de mes coupes de Tortue, je suis conduit à croire que le noyau vitellin de Balbiani contient à la fois les corps de Golgi et les mitochondries. Je n'ai jamais pu démontrer la présence des centrioles, bien qu'on puisse distinguer une aire claire (fig. 19, 20 A. R.) au centre de la zone en croissant (Y. N.). Je n'ai pas trouvé de corps vitellin mitochondrial séparé ainsi que Brambell l'a décrit chez la Poule.

Le chondriome et les corps de Golgi se fragmentent tous deux; dans les stades suivants, ils sont répartis dans le cytoplasme, le foyer d'origine étant toujours le noyau vitellin de Balbiani qui disparaît aussi *pari passu* avec la distribution des premiers. Le noyau vitellin est-il le produit direct de l'activité du cytoplasme à une période particulière, ou se développe-t-il à partir du noyau, ou encore est-il le résultat du rassemblement du chondriome et des éléments de Golgi par quelque force cellulaire inconnue. Ce problème est encore loin d'être résolu.

VII. --- Formation des Corps Vitellins

Observations. — Dans les premiers stades de la croissance de l'oocyte, quand l'aire dense (archoplasme?) s'établit, certaines vacuomes (fig. 6 v.) font leur apparition dans le cytoplasme, elles semblent être des vacuoles graisseuses et sont colorées en noir de jais dans les préparations au Nassonov. Elles sont situées ici et là dans le cytoplasme, mais restent distinctes et séparées des sphères vitellines qui sont formées au commencement autour de l'aire dense (archoplasme?). Ceci constitue le début de la formation du vitellus chez les Tortues. Les mitochondries, observées distinctement dans cette région (fig. 20), après avoir atteint leur période de croissance maxima, élaborent autour d'elles des vésicules et se métamorphosent en sphères vitellines maintenant connues sous le nom de sphères ou corps vitellins mitochondriaux (fig 31, 32 et 33 à 38). Elles contiennent quelquefois de petites gouttelettes d'huile ou de graisse (fig. 13) en proportions variables suivant le stade de la croissance. Les réactions colorantes montrent que lorsqu'elles sont complètement formées, elles consistent en une couche de graisse non saturée et en un centre de matériaux protéiques.

A un stade légèrement plus avancé un second foyer de formation des sphères vitellines apparaît très près des grosses masses nucléolaires expulsées du noyau (fig. 9 y). Ces dernières ont à ce stade tendance à se réunir à un pôle de l'œuf.

Les méthodes de colorations nucléolaires ne montrent aucuné trace de l'aire dense (archoplasme?) dans cette région. Les mitochondries y sont également abondantes. Toutes les preuves que je possède semblent montrer que les sphères vitellines sont élaborées aux dépens des mitochondries par métamorphose directe sans que les substances expulsées du noyau jouent aucun rôle morphologique dans leur formation, quoique leur grande proximité et le fait de leur agglomération semblent militer en faveur d'une grande importance physiologique.

Le troisième foyer de la formation des sphères vitellines se trouve dans la région médullaire, dans la couche mitochondriale interne ou médullaire. La vitellogénèse devient très intense et rapide à cette période. Les deux premiers centres de formation vitelline perdent leur identité et se fondent dans le troisième qui remplit bientôt toute la région médullaire (fig. 32). Une quatrième zone de formation vitelline apparaît dans la région corticale (fig. 32 P Y) d'une manière pratiquement simultanée à l'apparition de la troisième zone dans la région mitochondriale médullaire. La formation du vitellus dans cette région est annoncée par l'apparition d'un grand nombre de minuscules vacuoles graisseuses (fig. 32) qui augmentent bientôt de taille, commencent à se diriger vers le centre et rencontrent la région vitelline médullaire croissante. La formation vitelline s'étend dans les derniers stades aux régions périphériques extrêmes, complétant ainsi la période de la vitellogénèse dans les oocytes. En cas d'atrésie, les sphères vitellines perdent leur forme et se fusionnent entre elles (fig. 38).

Discussion générale. — I. l'étude critique de la formation

du vitellus est de date récente. On a reconnu dernièrement quatre modes de formation du vitellus : respectivement par les mitochondries, les corps de Golgi, les substances nucléolaires expulsées du noyau et le cytoplasme général. La suggestion de Gatenby de se servir des termes : vitellus M, vitellus G, vitellus N et vitellus C, pour désigner les formations vitellines mitochondriales, de Golgi, nucléolaires et cytoplasmiques, semble être la terminologie la plus convenable. Tous les animaux ayant une vitellogénèse élaborent un ou plusieurs de ces types de sphères ou de plaquettes vitellines. Autrefois, des avis variés avaient été émis en ce qui regarde le mode de formation des sphères vitellines :

1° Chez de nombreux animaux (Méduses, Eponges, etc...) on a dit que les cellules prennent part à la formation du vitellus et c'est ce fait qui a consacré le terme des noyaux vitellins ;

2° Chez *Petromyzon* (Lubosch) et les Reptiles (Loyez), on a dit que les premiers éléments du vitellus sont apportés du dehors dans l'oocyte par les cellules du follicule ;

3° Chez les Ascidies (Schaxel) et les Copépodes (Moroff), on a regardé les chromidies comme formateurs du vitellus ;

4° Dans l'oocyte de *Patella* (Jørgensen), on a dit que les sphères vitellines naissent d'un « ergastoplasma » ;

5° Chez beaucoup d'animaux les mitochondries forment directement ou indirectement les sphères vitellines ;

6° Les corps de Golgi, les substances expulsées du noyau, le cytoplasme sont aussi signalés comme formant le vitellus.

Chez quelques animaux, par exemple les Méduses, les Echinodermes, les Tuniciers (Schaxel) pendant les premiers stades de la formation du vitellus, la chromatine est émise du noyau et l'on suppose qu'elle joue un rôle important dans la

formation du vitellus et d'autres substances de l'œuf. Chez l'Annélide *Saccocirrus*, Gatenby et Hemplemann croient que les substances nucléolaires expulsées produisent le deutoplasme nucléolaire, tandis que le vitellus graisseux semble formé à partir de l'appareil de Golgi.

Chez les Ascidies (Jan Hirschler), les plus grosses mitochondries se transforment directement en sphères vitellines. Cet auteur croit de plus que les sphères vitellines sont des lipoides et des protéides. Il considère donc le vitellus comme un produit du chondriome chez cet animal. Les noyaux vitellins n'ont d'autres rapports avec les sphérules vitellins que de naître comme eux du chondriome.

Chez le Poisson *Pleuronectus limanda*, Wheeler (104 a) pense que la formation du vitellus est à la fin en connexion avec les corps de Golgi. Chez les Amphibiens, les Reptiles et les Oiseaux, l'œuf est abondamment pourvu de vitellus, c'est-à-dire est macrolécithe. Dans l'oogénèse des Amphibiens (Gatenby), les mitochondries se répandent principalement pour former une zone corticale sombre à la périphérie de l'œuf. C'est dans cette zone que se rencontrent les premiers granules vitellins, mais on ne sait pas actuellement avec certitude si le vitellus provient directement des mitochondries ou si ces dernières ne font qu'élaborer des matériaux qui, se précipitant dans le cytoplasme, finissent par former les substances que nous appelons sphères vitellines.

Loyez (73) observe que « le corps vitellin, chez les Reptiles, paraît avoir pour origine des granulations nucléolaires « provenant de la vésicule germinative, qui s'entourent de « protoplasme modifié ». Malheureusement son étude est très viciée par le fait qu'elle ignorait les importantes inclusions : appareil de Golgi et mitochondries. Van Durme (100) dans

son excellent mémoire sur les Oiseaux donne un exposé détaillé du mode de formation, de la croissance et de la transformation en sphères vitellines des mitochondries. Elle décrit le « croissant vitellogène » comme premier centre de formation du vitellus. Un second centre de formation apparaît au voisinage de la zone mitochondriale corticale, dans laquelle se forment de nouvelles structures mitochondriales. Ces deux centres de formation du vitellus, l'un dans l'endoplasme près du noyau, l'autre dans l'exoplasme, persistent pendant tous les stades de la vitellogénèse. Le premier centre est d'abord très actif, puis le second le devient à son tour. D'après Brambell (7) et Van Durme, chez l'Oiseau, les mitochondries se gonflent et se transforment directement en sphères vitellines. Van Durme dit que durant la transformation, on peut voir souvent une zone claire entourant les mitochondries gonflées, de sorte qu'elles apparaissent comme des corps sphériques au centre de vacuoles. Elle établit sans hésitation que ces sphères vitellines proviennent en partie des plus volumineuses mitochondries et en partie du contenu des vésicules vitellines claires. Brambell (7) cependant, nie la présence de vésicules claires chez la Poule. Il constate que dans les œufs centrifugés, les sphères vitellines montrent une division en trois couches bien marquées. La couche supérieure plus légère consiste en sphérules graisseux, les deux autres sont homogènes, l'inférieure se colorant en jaune rosé et la couche moyenne se colorant fortement par la fuchsine. Chez l'*Ornithorhynchus* (Gatenby), la formation du vitellus ressemble à celle décrite par Van Durme chez les Oiseaux. Gatenby pense que quelques-unes des sphères vitellines sont formées par ce qui ressemble à des vacuoles aqueuses du cytoplasme; le changement subséquent du contenu de ces va-

cuo'les par des substances grassieuses et protéiques constituerait ainsi des sphères vitellines coagulables et solides. Bulliard (11) constate que chez *Emys lutaria*, l'élaboration du vitellus est le résultat de la transformation d'un certain nombre de chondriosomes.

Chez les Tortues, il y a quatre centres de formation du vitellus, dont deux sont très distincts :

- 1° La région du noyau vitellin de Balbiani;
- 2° La région mitochondriale à la surface de l'oocyte.

Les granulations grassieuses apparaissent dans le voisinage du noyau bien qu'elles soient beaucoup moins nombreuses que chez les Oiseaux. On les trouve aussi en plus petit nombre dans la région corticale, elles correspondent probablement à la « couche corticale granulo-graisseuse » de Van Durme. A des stades plus avancés de la vitellogénèse, il se forme deux couches distinctes (fig. 32), les couches médullaire et corticale. A ce stade le noyau est entouré par une aire de cytoplasme mince et claire (fig. 18). La formation du vitellus chez cet animal est toujours précédée de l'apparition de vésicules claires autour des mitochondries gonflées. Ces vésicules sont très distinctes sur les préparations au Nassonov. Une plus ample élaboration de matériaux vitellins complète le processus et d'une mitochondrie naît une sphère vitelline. A des stades avancés on ne peut distinguer les zones de vitellus corticale et médullaire l'une de l'autre. Les granulations grassieuses et les sphères vitellines forment la majorité de l'œuf et les minuscules grains des mitochondries sont confinés à la région trabéculaire du cytoplasme, entre les corps vitellins et dans la mince couche périphérique de l'œuf. Dans des oocytes plus âgés et aussi dans les plus jeunes en cas d'atrésie, on peut généralement voir les sphères vitellines se briser en

2 ou 3 fragments. Quelquefois il s'en adjoint qui deviennent coalescentes (fig. 38). Elles acquièrent une consistance liquide et s'épandent en formes irrégulières. L'étude du mode de formation du vitellus chez les Amphibiens, les Sauropsidés et les Mammifères ne laisse aucun doute que les mitochondries ne jouent un rôle bien plus important dans la formation du vitellus chez les Vertébrés que chez les Invertébrés.

VIII. --- Cellules Germinales

Binucléées et Polynucléées

Observations. — Les cellules de l'oogonie sont assez souvent binucléées et quelquefois polynucléées. J'ai trouvé jusqu'à 6 noyaux dans une oogonie. La figure 17 est un dessin à la chambre claire d'un îlot de cellules germinatives de la périphérie d'un ovaire. L'oogonie *a* montre un noyau en amitose. L'oogonie *b* est multinucléée. L'oogonie *c* montre magnifiquement le canal intra-nucléaire de Champy. On le prit à première vue pour un noyau commençant à se diviser par amitose. Dans l'oogonie *d* l'amitose est terminée, deux noyaux avec nucléole sont complètement formés. Le fait de trouver dans un petit îlot de si nombreux exemples de cellules binucléées et polynucléées est significatif. Les figures 43 à 46 sont des photographies au faible et au fort grossissement d'îlots de cellules germinales dont certaines sont binucléées et polynucléées. Cet état n'est pas spécial aux seules cellules germinatives. Quoique rarement, des oocytes bien développés montrent côte à côte deux noyaux bien formés. La figure 41 est une préparation au Da Fano d'un ovaire centrifugé. Elle montre deux noyaux voisins entourés d'une couche d'éléments de Golgi. On peut aussi voir les sphérules nucléolaires fragmentées disposées à la périphérie interne des noyaux. La figure 42 montre un oocyte fixé au liquide de Bouin. L'amitose est ici complète et les deux noyaux sont

l'un à côté de l'autre. Tous les deux semblent en train d'expulser des corps nucléolaires (N L. E X), comme l'on peut en juger d'après les rapports qu'ils présentent avec ces derniers.

Discussion générale. — La littérature sur le sujet de l'amitose dans les cellules germinatives ne semble pas considérable. Cerruti, un chercheur italien, a décrit quelques exemples dans l'organe de Bidder. Les cellules géantes et celles des cultures de tissus sont citées comme exemples favorables du phénomène de l'amitose. Holmes, Lewis et Webster réussirent à obtenir de rares cas d'amitose dans des cultures (6). Ludford (27) décrit un cas d'amitose dans les cellules du follicule de l'ovaire du *Dytiscus marginalis*. Macklin (6) a décrit des cellules binucléées dans des cultures de tissus. Nakahara (30) qui a fait une étude assez détaillée du sujet semble être arrivé à la conclusion que « l'amitose, dans les cellules qui sécrètent ou forment des réserves, indique une période d'activité intense des fonctions végétatives des cellules ». On ne sait quel rôle particulier joue ce processus chez les Tortues (fig. 41-44), dans les cellules germinales jeunes et dans les oocytes qui se développent.

IX. — Les Membranes de l'Œuf

Historique. — On doit particulièrement mentionner parmi ceux qui ont étudié autrefois les œufs des Reptiles : Rathke (1839), Leydig (1853), Clark (1857) et Gegenbaur (1861). Ils s'appliquèrent principalement à l'étude des vésicules germinatives et des membranes de l'œuf. De nouvelles contributions sur le sujet furent apportées par Lereboullet (1862), Waldeyer (1870), Balbiani (1873). Waldeyer admit en 1870 que des granulations peuvent passer des cellules de l'épithélium folliculaire des Reptiles jusque dans le vitellus. Il montra dans l'épithélium folliculaire du Lézard la présence de deux sortes de cellules, état déjà noté par Gegenbaur. Il dit de plus que des prolongements des grandes cellules du follicule pénètrent dans la périphérie de l'œuf à travers la zona radiata et servent ainsi de véhicules pour le transport des matériaux nutritifs. Max Braun (1877) dans son travail sur l'oogénèse des Reptiles décrit l'origine des oocytes à partir des ovules primordiaux et celle des cellules de la granulosa à partir des cordons segmentaires. Il considère les grandes cellules folliculaires comme de véritables glandes unicellulaires.

Sarasin (1883) décrit chez le Lézard un foyer vitellin « Dotterheerd » qui transforme le fluide venu de l'épithélium folliculaire en éléments vitellins ; il compare le « Dotterheerd » du Lézard à la « Latebra » des Oiseaux et ajoute que chez les

Reptiles on ne peut distinguer un vitellus blanc et un vitellus jaune comme chez les Oiseaux. Arnold (1892) travaillant sur les Sauriens et les Ophidiens, admet qu'une membrane vitelline existe dès le début et qu'elle ne provient pas de la zone radiata. Schmidt (1898) dans son travail sur l'ovaire des Sélaciens insiste sur le fait qu'il n'a jamais vu de figures de division parmi les cellules de la granulosa. Il pense qu'elles se multiplient par division directe et que la division indirecte est une exception.

Waldeyer décrit en 1903 dans les œufs méroblastiques des Vertébrés, deux membranes primaires : la membrane vitelline et la zona radiata, la première unie, la seconde striée. En 1905, Trinci, dans une intéressante description de l'épithélium folliculaire des Reptiles, dit que la granulosa vient des cellules germinales indifférentes. Il décrit trois sortes de cellules dans la granulosa, la couche externe constituant les éléments de réserve, la couche moyenne les éléments nutritifs, la couche interne les éléments se différenciant. Il pense que la couche la plus interne, de petites cellules, se multiplie par amitose car il n'observe aucune mitose. Il compare alors l'épithélium folliculaire des Reptiles à celui des autres Vertébrés et dit que les cellules de la granulosa semblent être en relation avec l'œuf au moyen de prolongements cytoplasmiques. Il attribue aux cellules du follicule une fonction sécrétrice et nutritive. Loyez (1905) chez les Sauriens et les Ophidiens décrit en détail la présence simultanée de trois couches dans l'épithélium folliculaire :

- 1° De petites cellules;
- 2° Des cellules intermédiaires;
- 3° De grandes cellules.

Elle croit que le rôle des grandes cellules folliculaires est

de fournir les substances nécessaires à la formation du vitellus de l'œuf.

D'autres contributions plus récentes sur le sujet sont discutées plus loin.

Observations. — L'épithélium folliculaire fait son apparition quand les oocytes ont environ trois fois la taille d'une oogonie bien développée. Sans préjuger de la question de l'origine des membranes des œufs dérivés des cellules germinatives primordiales, on peut mentionner ici que certaines cellules du stroma ayant un noyau allongé, venant du voisinage immédiat de l'oocyte, semblent se disposer vaguement autour de lui. Plus tard, elles viennent en contact intime avec l'oocyte et son voisin, formant ainsi une mince couche enveloppante (fig. 7 f. ep.). Les noyaux des cellules prennent alors une forme ovale et se tiennent à la périphérie de l'oocyte. Elles sont ainsi transformées en une simple couche de cellules épithéliales aplaties. Les cellules du stroma environnantes commencent à former une enveloppe serrée autour de la couche folliculaire et c'est ainsi que semble se former la théca.

A des stades ultérieurs du développement, les cellules du follicule changent de forme et de taille. D'abord subcubiques, elles deviennent prismatiques (fig. 16), puis redeviennent finalement aussi hautes que larges avec des noyaux arrondis. Plus tard (fig. 34) elles prennent une forme en colonne, avec une zone interne plus claire et une zone externe plus dense contenant le noyau. Pendant les stades du début et du milieu de la croissance, des divisions mitotiques et probablement aussi amitotiques ont constamment lieu dans les cellules du follicule pour suivre la rapide croissance de la circonférence

de l'oocyte. Par places la croissance est très marquée et donne l'aspect d'un état bistratifié. Dans les plus grands oocytes examinés ($3 \text{ }^{\text{m}}/\text{m}$ de diamètre) l'épithélium semble reprendre sa nature cubique. Au milieu et à la fin du développement de nombreux capillaires sanguins viennent en contact direct avec l'épithélium. C'est un caractère très marqué quand les œufs ont environ $1,5 \text{ }^{\text{m}}/\text{m}$ de diamètre.

Dans les stades les plus précoces, l'épithélium folliculaire est en contact si intime avec l'œuf que la membrane vitelline n'est pas distinctement observable. Alors que la croissance se produit, une mince couche plus ou moins homogène se forme entre l'œuf et l'épithélium. Elle ne montre à ce stade aucun signe de striation. Cette couche a été généralement regardée par de nombreux auteurs comme la zone pellucide. Elle croît en épaisseur et varie de consistance. Quand elle est complètement formée on peut y distinguer une bordure externe plus dense et une couche interne plus claire et striée (fig. 33, 34). Les striations n'apparaissent distinctement que dans les préparations au Da Fano. Cette couche est généralement appelée zona radiata.

Je crois que les radiations sont causées par la présence de fins canalicules perpendiculaires à la surface de l'œuf, traversés par des prolongements filamenteux des cellules du follicule. Pendant ce temps la membrane vitelline devient distincte sous la forme d'une couche transparente, non colorable, entre l'œuf et la zone pellucide (fig. 16, 33 v. m.). Elle est très visible dans les préparations au Flemming sans acide acétique et au Bouin. A des stades suivants, on voit cette couche traversée par un système ramifié, mais non radié, de prolongements cytoplasmiques venus de l'oocyte (fig. 16 et

34). Chez *Ornithorynchus*, elle est figurée et appelée « cortical fibrillæ » par Gatenby (48). Il y a ainsi établissement d'une communication indirecte entre l'épithélium folliculaire et l'oocyte par les canalicules de la zona radiata et les ramifications fibrillaires de la membrane vitelline.

La zona radiata apparaît donc ainsi chez les Tortues non striée dans les premiers stades, bien nette et striée dans les stades moyens et derniers de l'oogénèse. Vers la fin cependant, ou bien elle perd sa structure striée, ou bien les lignes radiales deviennent indistinctes, la couche acquérant une consistance compacte. L'étude de la structure des membranes de l'œuf confirme l'idée mise en relief par Miss Alice Thing (98) que « la zone pellucide présente une structure des plus favorables à la transmission des matériaux nutritifs de l'aire épithéliale en contact avec les capillaires maternels. « au vitellus en croissance et expansion active dans l'oocyte ».

Discussion générale. — En général les auteurs qui se sont attachés au problème de la formation des membranes de l'œuf peuvent être répartis dans l'un des quatre groupes suivants :

1° Ceux qui croient que la zone pellucide provient du cytoplasme de l'œuf ;

2° Ceux qui la regardent comme dérivée de l'épithélium folliculaire ;

3° Ceux qui croient qu'elle peut se développer sous l'influence combinée de l'épithélium folliculaire et du cytoplasme de l'œuf ;

4° Ceux qui pensent que l'origine exacte reste encore inconnue.

Que le sujet n'ait pas manqué de chercheurs enthousiastes est montré par le fait que des travailleurs tels que Van Beneden, Kolliker, Sabotta, Flemming, Retzius, Paladino, Von Ebner, Fischer, Regaud, Dubreuil, Munson, Waldeyer, Gattenby, Thing et Van der Stricht ont tous contribué par leurs travaux à élucider le mécanisme de la formation de la zona pellucida. Le problème reste cependant encore non résolu; je crois qu'une règle unique ne peut être applicable à tous les cas et que l'origine de la zona pellucida peut varier dans les différentes classes d'animaux.

L'idée que la nourriture passe de l'épithélium folliculaire dans l'œuf est une très vieille idée, on croyait qu'elle passait sous forme liquide. Chez Ciona, Jan Hirschler (63) a observé des granules noirs après traitement par l'osmium dans le follicule et les cellules du testicule, mais il pense que cela ne constitue pas une preuve en faveur d'un processus nutritif. Chez les Oiseaux, Loyez (73) et Brambell (7) établirent que l'épithélium folliculaire peut devenir épais de 4 ou 5 couches, mais qu'il redevient finalement unistratifié. Chez les Sauriens et les Ophiidiens Loyez a observé les couches suivantes :

- 1° De petites cellules qui peuvent se diviser par mitose;
- 2° Des cellules moyennes provenant de la différenciation des petites cellules de la couche interne du follicule;
- 3° De grandes cellules provenant du développement des cellules intermédiaires.

J'approuve tout à fait cette description en ce qui concerne le Lézard *Uromastix*. Cependant chez la Tortue je ne trouve jamais cet état polymorphe et les cellules folliculaires ne montrent aucun signe de différenciation en trois variétés de cellules décrites ci-dessus. Malgré une attentive recherche, je

n'ai jamais pu trouver un exemple de division mitotique dans l'épithélium folliculaire de la Tortue. Ou bien cette division a lieu et se termine rapidement à une période particulière que je n'ai pu trouver, ou bien la division indirecte est la règle. On ne peut pas trouver de cas très distincts et convaincants de cette dernière hypothèse.

Holl (66) a décrit chez les Oiseaux deux sortes de cellules dans le follicule. Les unes à protoplasme plus dense qu'il considère comme des éléments de support et les autres au cytoplasme clair comme ayant une fonction nutritive. Loyez nie l'existence de deux sortes de cellules et pense qu'elles proviennent d'un artefact. Brambell (7) soutient l'opinion de Holl, et établit que ces cellules sombres, chromophiles, viennent des cellules claires et semblent se fragmenter complètement pour former une substance intercellulaire. Thing (98) a décrit chez la Tourterelle l'existence de barres terminales qui proviennent de la substance intercellulaire de Brambell. Ni chez les Tortues, ni chez le Lézard *Uromastix* je n'ai trouvé de cellules sombres chromophiles de Holl. Brambell chez les Oiseaux soutient l'opinion que la zona radiata est formée à l'extérieur de la vraie membrane cellulaire de l'oocyte à partir de la substance cémentaire intercellulaire. Gatenby (48) chez *Ornithorhynchus* a montré que la zona pellucida commence à se former au moment où le follicule devient bistratifié d'unistratifié qu'il était. Van der Stricht, Thing, Gatenby et Brambell sont tous d'avis que la zona pellucida est formée par le follicule, probablement par la substance intercellulaire et les barres terminales. En ce qui concerne la Tortue, je me sens porté à me ranger à cette opinion.

Loyez pense que le rôle de l'épithélium folliculaire est de fournir les substances pour la formation du vitellus de l'œuf.

Elle pense que les produits peuvent être liquides, semi-liquides ou granuleux. Elle dit de plus que le contenu du noyau et des cellules de tout le follicule peut passer dans le vitellus sans avoir subi auparavant de modifications essentielles, ou que les cellules peuvent subir une sorte de dégénérescence grasseuse et les produits passer dans le vitellus sous un état plus fin. Cependant je n'ai pas observé que ce dernier cas existe dans les oocytes normaux des Tortues. Naturellement dans des oocytes en voie d'atrésie ils sont assez communs et s'expliquent facilement. Chez la Poule, Brambell nie avoir vu cette invasion des oocytes par les cellules du follicule.

En regard des déclarations de Waldeyer, Loyez et autres, il est intéressant de noter le rôle joué par les cellules du follicule chez les Tortues. Ainsi qu'il a déjà été expliqué, l'appareil de Golgi des cellules du follicule chez cet animal se transforme en minuscules sphérules et passe par les fins canalicules à travers la zona radiata et la membrane vitelline jusqu'à l'œuf. Dans un oocyte assez bien développé ($1,5 \text{ }^{\text{m}}/\text{m}$ de diamètre) l'épithélium folliculaire est unistratifié et les cellules sont de forme cubique (fig. 16, 24). Le noyau est généralement situé au centre. Entre le noyau et la zona radiata les corps de Golgi se massent tous ensemble. De là les minuscules sphérules de Golgi passent à travers les canalicules sous formes de filaments (canaux remplis d'éléments de Golgi G ch.) dans la membrane vitelline et de là dans la région corticale de l'œuf.

Je ne puis dire quel rôle joue cet apport additionnel d'éléments de Golgi dans la fonction nutritive de l'œuf, mais le fait n'en demeure pas moins.

Chez le Lézard, ainsi que je l'ai décrit plus loin, je trouve que de grosses masses d'éléments de Golgi (fig. 49) passent

directement de l'épithélium folliculaire dans l'œuf sans l'intervention des canalicules. Brambell (7) a aussi constaté ce fait chez la Poule. Tous ces exemples montrent que l'épithélium folliculaire joue un rôle beaucoup plus important dans le développement de l'oocyte qu'on ne l'avait reconnu jusqu'ici.

X. -- Expériences de Centrifugation

Des ovaires de *Trionyx hurum* furent placés dans des tubes contenant une solution salée et furent centrifugés pendant une demi-heure à une vitesse d'environ 4.000 tours par minute. Ils furent alors rapidement transportés dans les fixateurs de Da Fano et de Champy-Küll.

Les œufs centrifugés étaient conformes à la disposition typique qui a été trouvée dans d'autres objets par Gatenby, Ludford, Brambell, etc... La figure 40, qui est celle d'une préparation au Champy-Küll, montre que la couche recouvrante ou supérieure est formée comme d'habitude par du vitellus; la couche claire moyenne qui contient le noyau consiste en cytoplasme et la couche la plus inférieure ou la plus lourde consiste en un amas supérieur de mitochondries agglomérées de manière dense et fortement colorées et une couche inférieure moins dense, probablement constituée de mitochondries et de substances nucléolaires expulsées du noyau. Les préparations au Da Fano ne furent pas très réussies, de sorte que le sort des corps de Golgi ne put être suivi. La couche vitelline était d'un noir brun, la couche moyenne rose, la couche mitochondriale supérieure rouge et la couche mitochondriale inférieure rouge clair dans la préparation au Champy-Küll.

XI. -- Colorations vitales

Les récentes recherches faites avec les colorations vitales montrent clairement qu'elles sont destinées à jouer dans un temps assez proche un rôle beaucoup plus important que les vieilles méthodes de fixation post-vitale pour déceler les inclusions cytoplasmiques et pour apprécier convenablement leur forme dans des conditions naturelles. Ce qui rend cependant ces méthodes compliquées, c'est la rareté des modes de coloration, l'extrême difficulté d'introduire sans dommage des colorants dans toutes sortes de tissus et d'œufs, et enfin l'identification des parties colorées, leur comparaison et leur vérification par les méthodes classiques. Les recherches faites jusqu'à ce jour ne sont pas encore assez étendues, puisqu'elles se sont généralement limitées aux cellules glandulaires et aux tissus qui sont facilement colorables, Brambell et Gatenby (8) assurent avoir réussi par examen *intra vitam* à démontrer l'appareil de Golgi dans les oocytes d'*Helix*. Pappenheimer ne réussit pas à faire d'observations à l'état vivant sur l'embryon de Poulet. De même Lewis et Lewis (1915) échouèrent. Cowdry pense que la coloration vitale n'a pas pu permettre l'identification de l'appareil de Golgi. Il croit cependant que, dans les préparations fixées, l'appareil de Golgi constitue une formation artificielle en ce sens qu'il donne une impression qui n'est pas en rapport avec les conditions de la cellule vivante. Il suspecte les limites denses et noires, révélées par les méthodes de fixation, de donner une fausse idée de solidité.

Les mitochondries peuvent être très bien colorées par le vert Janus et le noir Janus 2 b, dans les cellules vivantes en bon état. Cependant Cowdry pense que ces colorants sont nocifs pour la cellule et provoquent des altérations mitochondriales. D'après lui, les observations ne doivent pas dépasser 15 minutes avec ces colorants. Il dit plus loin que le rouge neutre ne colore pas les mitochondries et que le bleu de méthylène leur donne parfois une couleur bleue fugitive. Parat et Painlevé, qui ont fait un travail important durant ces deux dernières années avec les méthodes de colorations vitales, assurent que le vert Janus n'est pas spécifique des mitochondries, car après un certain temps il peut facilement colorer les vacuoles qu'ils nomment vacuome et identifient à l'appareil de Golgi. D'après eux, les mitochondries se montrent tout d'abord sous forme de filaments. Le chondriome est plus tard fragmenté par l'action prolongée du vert Janus et enfin vésiculisé. Ils croient que tous les fixateurs classiques ont un effet semblable et qu'ainsi ils ne montrent pas toujours la forme exacte des mitochondries.

Une série d'intéressants articles d'une grande portée ont été récemment publiés par Parat et Painlevé sur la coloration et l'identification de l'appareil de Golgi par des colorants vitaux. D'après eux, l'appareil de Golgi est toujours en forme de vacuoles auxquelles ils ont donné le nom de vacuome. Les auteurs ont rappelé que le « vacuome » fut décrit pour la première fois par Dangeard (26) dans la cellule végétale; mais c'est Guilliermond et Mangenot qui, les premiers, précisèrent et définirent judicieusement le vacuome dont Dangeard avait vraiment exagéré la répartition et l'importance dans les cellules végétales. Parat et Painlevé assurent avoir démontré pour la première fois par la méthode des colorations

vitales l'identité du vacuome et de l'appareil de Golgi dans la cellule animale. Ils considèrent le contenu du vacuome comme des solutions de cristalloïdes dans beaucoup de cas, avec très peu de colloïdes. Ce contenu présente généralement une concentration ionique acide (P_H).

En certains cas ce contenu peut être plus concentré en colloïdes, comme les grains d'aleurone dans les cellules végétales (Guilliermond-Dangeard) et peut ainsi former les grains de sécrétion.

Leur examen des glandes salivaires de la larve du Chironome, du pancréas de Vertébrés, etc..., a conduit ces auteurs à cette conclusion que l'appareil de Golgi est constitué par un système de vacuoles dans lesquelles les grains de sécrétion sont produits par une sorte de condensation. Dans les cellules non sécrétrices, ils déclarent que le vacuome est un élément constant du cytoplasme occupant une position définie en rapport avec le noyau. Dans ces cas, le chondriome subit la même polarisation et est mélangé avec les éléments du vacuome. Ils croient que le réseau complexe de l'appareil de Golgi, tel qu'il est révélé par les fixateurs classiques, est un artefact produit par la confluence des vacuoles et du chondriome en une masse réticulée. D'après ces auteurs les grains de sécrétion se forment dans le vacuome (appareil de Golgi ?) par condensation. Ces grains perdent leur pouvoir de colorabilité par le rouge neutre qui est le meilleur colorant pour la démonstration du vacuome. Les granules de graisse ou de lipéide ne sont pas inclus dans des vacuoles et par suite non colorés en rouge par le rouge neutre.

Récemment A. Corti (1924), disciple de Golgi, a montré par la méthode de Regaud l'existence de vacuoles qu'il appelle « lacunome » correspondant au vacuome décrit par Pa-

rat et Painlevé. Nicholas Chlopin (83) a aussi décrit le vacuome dans les cellules du foie de l'Axolotl, mais il pense qu'il est de nature granuleuse.

Si l'opinion sur la nature et les fonctions de l'appareil de Golgi (vacuome), mise en avant par Guilliermond, Parat et ses collaborateurs est exacte, notre conception de cette importante inclusion cytoplasmique devra subir de grandes modifications. La difficulté présente est que les recherches n'ont pas encore été étendues aux cellules germinales avec succès. J'ai essayé des expériences de coloration vitale sur le conseil et avec l'aide du Docteur Parat, sur les œufs de Triton et de Tortue. Les résultats obtenus jusqu'ici ne me permettent pas encore d'affirmer quoi que ce soit avec certitude. Nous continuons nos efforts et exposerons plus tard nos résultats. De toutes manières, s'il est plus tard démontré que l'appareil de Golgi et le vacuome sont deux formations distinctes et séparées, le vacuome demeurera sans nul doute une nouvelle inclusion cytoplasmique d'un grand intérêt et d'une grande importance.

Avel (2), dans un article récent, établit que les colorations vitales colorent aussi les corps protoplasmiques et ainsi ne sont pas spécifiques de l'appareil de Golgi. Il croit que les vacuoles (vacuome) colorées par des méthodes artificielles sont indépendantes de l'appareil de Golgi, au moins chez les Vertébrés. Parat et Painlevé (90), en réponse aux critiques d'Avel, maintiennent leurs premières positions et déclarent sans hésiter que la constance, la position et les dimensions du vacuome suggèrent son homologie avec l'appareil de Golgi.

Cependant, avant que le vacuome et l'appareil de Golgi soient universellement acceptés comme des formations homo-

logues, il sera nécessaire de réussir des expériences de colorations vitales, non seulement sur les cellules glandulaires, mais aussi sur d'autres cellules somatiques et sur des cellules germinales.

DEUXIÈME PARTIE

XII. — Lézard

(*Uromastix hardwicki*)

a) **L'Appareil de Golgi.** — Dans les stades utilisables, les éléments de Golgi sont répartis à travers le cytoplasme. Dans ce Lézard, ils sont remarquables en ce que dans leur croissance, on voit au moins quatre modes différents de formation. Les meilleurs résultats ont été obtenus sur des préparations au Mann-Kopsch, particulièrement sur des coupes traitées à la térébenthine pendant 24 heures. Il y a ainsi peu de danger de confondre des granules graisseux avec les éléments de Golgi.

La figure 2 du texte montre quatre modes de formation : A, B, C, D.

Le n° 1 est la plus petite taille visible des éléments de Golgi. Si nous suivons A dans sa croissance, nous le trouvons au stade 2 devenu plus gros, corps sphérique avec une périphérie noir foncé et un centre moins épais. Au stade 3, il a encore grossi, la partie centrale s'élargit et quelques corps granuleux sombres sont visibles à l'intérieur. Les stades 4 et 5 sont l'élaboration du stade 3. Plusieurs morceaux d'éléments de Golgi sont visibles à l'intérieur de la sphère de Golgi grossissante. Le cône de cytoplasme dense devient très large et à la périphérie de la sphère on voit des débris détachés des bâtonnets de Golgi. L'épaisse bordure compacte des stades moins avan-

cés se fragmente pour former de nombreux bâtonnets et croissants qui se fragmentent à leur tour pour arriver au stade 6 où le cône est rempli d'éléments de Golgi, constituant plus ou moins un réseau. Quand la sphère de Golgi est complètement développée, elle prend l'apparence d'une vésicule; elle est constituée de quelques rares granules de Golgi au centre et



FIG. 2

Stades de l'évolution des corps de Golgi. A. B. C. D. représentent quatre modes de croissance différents d'un corps de Golgi.

de petits granules et bâtonnets collés à la périphérie de la sphère. La figure B subit un mode de développement très analogue. Ici, dans les stades 2 à 4, on peut voir deux anneaux noirs de matériaux argentophiles l'un dans l'autre. Tous les deux se rompent en bâtonnets, croissants et nodules dans les stades suivants.

Les figures C et D suivent aussi le même processus. En D, une aire spécialisée de cytoplasme plus sombre et de matériaux argentophiles apparaît à l'intérieur de la sphère ou vésicule de Golgi. Cependant, les quatre modes semblent aboutir à la formation d'une vésicule telle qu'on la voit dans la figure 7. Je n'ai pu suivre le sort de cette vésicule à cause du manque de matériel. Je ne puis dire si elle se brise plus tard en petites masses granulaires, comme chez la Tortue, ou si elle intervient de quelque façon dans la formation des sphères vitellines. Dans les stades en ma possession, les corps de Golgi ont une tendance à se grouper près du noyau en plus grand nombre que dans le reste du cytoplasme. Une aire archoplasmique définie, ou noyau vitellin de Balbiani, n'a jamais été visible.

L'apport d'éléments de Golgi de l'épithélium folliculaire à l'œuf existe aussi chez cet animal (fig. 49). La seule différence est qu'ici de grosses masses sont expulsées à travers la zona radiata (fig. 49 G. M.), tandis que chez la Tortue les éléments de Golgi passent sous forme de petits granules à travers les fins passages de la zona radiata.

b) **Les Mitochondries.** — Dans les coupes au Da Fano colorées à l'hématoxyline ferrique, les éléments de Golgi possédaient leur couleur noire habituelle, mais les mitochondries, pour une raison inconnue, se colorèrent très légèrement. Elles

apparaissaient comme des taches faiblement brunâtres et seulement avec de très forts grossissements et un examen très attentif, et encore n'ai-je pu me convaincre avec certitude qu'il s'agissait bien de mitochondries.

Dans les préparations au Mann-Kopsch, on ne les voit pas du tout. Dans celles fixées au Champy et colorées par l'hématoxyline ferrique, l'appareil de Golgi n'est pas visible, mais les mitochondries se montrent faiblement colorées comme des corps plus ou moins sphériques, dans la région périphérique de l'œuf. Dans les préparations de Champy-Küll, elles semblent être colorées en rouge foncé et le protoplasme se colore aussi en rouge. Le nombre des mitochondries, comparé à celui des éléments de Golgi, est vraiment fort minime. Il est possible que l'absence de fixation convenable ou la mauvaise nourriture soit la cause du petit nombre de mitochondries qui sont généralement abondantes dans les œufs de Vertébrés.

On ne peut pas obtenir une image très nette des mitochondries, ainsi qu'on en a chez la Tortue, par les méthodes ci-dessus, et je suis incapable de donner un renseignement précis sur la nature des mitochondries chez cet animal.

c) **Les Corps Vitellins.** — Les stades utilisables ne montrent aucun signe de formations vitellines. Les vacuoles et formations vésiculaires sont abondantes. Elles ont une tendance soit à se grouper en un coin de l'œuf (fig. 47, V. C.), soit à former une couche périphérique (fig. 50 V.). Dans les préparations au Mann-Kopsch après traitement à la térébenthine, quelquefois on aperçoit de très fins éléments de Golgi entre les vésicules. Je n'ai pu déterminer si ces vésicules sont formées sous l'influence des corps de Golgi ou si elles sont le produit de l'activité du cytoplasme général.

Ces vésicules, soit en formations massives, soit en couches, forment un trait caractéristique de l'œuf ; je les ai notées dans les quatre types de fixations employées : Da Fano, Mann-Kopsch, Bouin et Champy-Küll. Elles n'ont donc rien d'artificiel, bien que leur abondance puisse être causée par le mauvais état d'alimentation de l'animal et la dégénérescence consécutive de l'ovaire.

d) **Les Membranes de l'Œuf.** — L'épithélium unistratifié des stades embryonnaires précoces est remplacé par un épithélium pluristratifié dans les stades suivants. Les figures 48 et 50 montrent des stades dans lesquels on peut facilement distinguer trois couches :

1° Les cellules du follicule avec de très gros noyaux, formant la couche externe de l'épithélium folliculaire ;

2° Des cellules de très petite taille, avec un petit noyau, situées contre la zona radiata ;

3° Des cellules de taille moyenne situées entre les deux couches précédentes.

On ne voit pas, dans les stades en ma possession, de zona radiata distincte avec une striation marquée, ainsi qu'on l'observe chez la Tortue. Les éléments de Golgi des cellules du follicule ne semblent pas passer dans la zone pellucide par l'intermédiaire de canaux définis, ainsi que cela a lieu chez la Tortue ; ils sont simplement expulsés dans l'œuf en gros ou petits morceaux, à travers la zona radiata (fig. 49).

XIII. --- Résumé

A) TORTUE

1. — (a) Les éléments de Golgi de l'appareil de Golgi originel se brisent et se disposent en deux couches dans les oocytes adultes : une couche corticale de fins granules et une couche interne ou périphérique de plus grands dictyosomes et de sphères.
- (b) L'épithélium folliculaire joue un rôle remarquable en fournissant à l'œuf, à un certain stade du développement, une très grande quantité d'éléments de Golgi.
- (c) Les canaux des membranes de l'œuf fonctionnent comme véhicules pour le passage des sphérules de Golgi de l'épithélium folliculaire à l'œuf.
2. — (a) Les mitochondries se divisent et dans les premiers stades sont réparties à travers l'œuf ; elles sont en aussi grand nombre que les corps de Golgi et sont en forme de granules ou de sphères.
- (b) A des stades plus avancés elles se disposent en deux zones plus ou moins définies : les zones corticale et médullaire.
- (c) Par une élaboration de matériaux aux dépens soit de leur propre substance, soit du cytoplasme environnant, elles se gonflent en larges corps sphériques.

- (d) Quand elles sont complètement développées les mitochondries forment autour d'elles une vésicule et se métamorphosent directement en sphères vitellines.
 - (e) Les mitochondries seules sont directement en jeu dans la formation des sphères vitellines de l'œuf.
 - (f) Les sphères vitellines consistent en une couche externe de graisse non saturée et un centre de matériaux protéiques.
 - (g) Des vacuoles, probablement de nature grasseuse, sont aussi présentes.
3. — Les substances nucléolaires expulsées du noyau sont abondantes, mais ne jouent aucun rôle morphologique direct dans la vitellogénèse. Au moment de leur émission, elles sont de forme sphérique, mais deviennent bientôt irrégulières. En atteignant la périphérie de l'œuf elles se fragmentent et sont absorbées par le cytoplasme.
4. — L'amitose s'observe dans les cellules germinatives aussi bien que dans les oocytes presque développés.
5. — Des cellules germinatives sont continuellement formées aux dépens des cellules épithéliales péritonéales. On peut facilement mettre en évidence des stades de transition.
6. — Les membranes de l'œuf consistent en une zona radiata et une membrane vitelline, entourée par une simple couche d'épithélium folliculaire. La première est striée radialement et caractérisée par la présence d'un grand nombre de fins passages faisant communiquer d'un côté les cellules de l'épithélium folliculaire et de l'autre la membrane vitelline. La se-

conde est traversée par des prolongements fibrillaires de la périphérie de l'oocyte, établissant ainsi une connexion entre l'épithélium folliculaire et l'œuf.

B) LÉZARD

1. — Les corps de Golgi dans les oocytes intra-folliculaires sont répartis à travers le cytoplasme, mais sont plus abondants autour du noyau.
2. — Les corps de Golgi ont en général une forme sphérique et peuvent être très petits, ou en granules, ou en gros bâtonnets, ou en croissants encerclant une masse sphérique de cytoplasme spécialisé. Aux stades plus avancés du développement ils se fragmentent en fins granules s'éloignant de la sphère qui grossit ou restant autour d'elle.
3. — L'épithélium folliculaire fournit aussi une large part des éléments de Golgi qui passent au travers de la zona radiata et se disposent en une couche périphérique.
4. — Les mitochondries sont relativement beaucoup moins nombreuses, et dans les oocytes observés sont généralement dans la région périphérique de l'œuf.
5. — Un grand nombre de vésicules claires et de vacuoles sont fréquentes dans l'œuf. Elles sont soit réunies en une masse dans un coin de l'œuf, soit disposées lâchement en une zone circulaire à la périphérie.
6. — Dans les stades observés, il n'y avait aucun signe d'expulsion de substance nucléolaire ou de formation vitelline.
7. — L'épithélium folliculaire d'un oocyte complètement développé consiste en trois couches de cellules.

XIV. -- Bibliographie

1. ALLEN. B. M. — An Important Period in the History of the Sex Cells of *Rana pipiens*. *Anat. Anz.* Bd x 1.
2. AVEL Marcel. — Vacuome et appareil de Golgi chez les Vertébrés. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Tome 180, n° 12, 1925.
3. BALBIANI. E. G. — Sur la cellule embryogène de l'œuf des Poissons osseux. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. LXXVII.
4. BEARD, 1902. — The Germ Cells. Part I Raja batis. *Zool. Jahrb.* Bd XVI.
5. BOUIN P. — Histogénèse de la glande génitale femelle chez *Rana temporaria* (L). *Arch. Biol.*, t. XVII.
6. BRAMBELL. F. W. R. — The nature and origin of yolk. *British J. Exp. Biol.*, vol. 1, 1924.
7. BRAMBELL F. W. R. — Oogenesis in the fowl. *Proc. R. M. S.* London, 1925.
8. BRAMBELL and GATENBY. — *Scientific Proc. Royal Dublin Society*, vol. XVII.
9. BRAUN Max. — Das Urogenital system der einheimischen Reptilien. *Arab. a. d. zool. zoot. Inst.* in Würzburg Bd IV.
10. BUCHNER P. — Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereineies. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XCI, 1918.
10. a. BHATTACHARYA D. R. and BRAMBELL. — The Golgi apparatus in the erythrocytes of the Sauropsida. *Quart. Jour. Mic. Science* 1925.
11. BULLIARD. — Les mitochondries dans l'oogénèse d'*Emys Lutaria* (mars). *Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*, 1924.
12. CARNOY J. B. et LEBRUN H. — La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. *La Cellule*, t. XII.

13. CERRUTI. — Sulle « risoluzioni nucleolari » nella vesicola germinativa degli oociti di alcuni vertebrati. *Anat. Anz. Bd XXVI*, 1905.
14. CHAMPY et P. GLEY. — Observations cytologiques sur les oocytes des Poissons et de quelques autres Vertébrés. *Archiv. d'Anat. micr.*, 1923.
15. CARLETON H. M. — Observations on an Intra-Nucleolar Body in Columnar Epithelial cells of the Intestine. *Quart. Jour. Micr. Science*, Vol. 64, 1920.
16. CLARK J. — Embryology of the Turtle. Agassiz'Contrib. to the *Nat. Hist. of Unit. Stat. of North-America*, Boston, vol II.
17. CONKLIN E. G. 1917. — Effects of centrifugal force on the structure and development of the eggs of *Crepidula*. *J. Exper. Zool.*, 22-311-420.
18. CONKLIN E. G. 1920. — Germs cells and somatic cells. *Sci. Mo.*, vol. 10, pp 269-291.
19. COWDRY E. V. — The relation of mitochondria in cells multiplying by mitotic and amitotic divisions. *Anat. Record* 8.
20. COWDRY E. V. — Contributions to embryology, n° 25. *Publication 271 of the Carnegie Institution of Washington* p. 39-160.
21. COWDRY E. V. — La signification de l'appareil réticulaire interne de Golgi en physiologie cellulaire. *Bulletin d'histologie appliquée*, tome I, n° 5.
22. COWDRY E. V. — General Cytology. *The University of Chicago Press*. 1924.
23. CREW. — Studies on Sex Reversal. *Proc. Roy. Soc.*, 1923.
24. D'HOLLANDER F. G. — *Arch. d'Anat. Micr.* 1904.
25. DANGEARD P. — *Thèse Sciences*, Paris, 1923
26. DANGEARD P. A. — Nouvelles observations sur la nature du chondriome dans les plantes et ses rapports avec le système vacuolaire. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1916.
27. DANGEARD P. A. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, T. 169, 1919.
28. DEINEKA D. — Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel, und

- Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. *Anat. Anz.*, 1912.
29. DENDY A. — Gametogenesis of *Grantia compressa*. *Quart. Jour. Mic. Science*, Vol. 60, 1915.
30. DOBELL C. — Chromidia and the Binuclearity Hypothesis. *Quart. Jour. Mic. Science*. Vol. 53.
31. DUESBERG J. — On the present status of the chondriosome problem. *Biol. Bull.* 36.
32. DUESBERG J. (1914). — Tropospongien und Golgischer Binnenapparat. *Anat. Anz. Ergänzungshefte* 46, 11-80.
33. DUSTIN A. P. 1907. — Recherches sur l'origine des gonocytes chez les Amphibiens. *Arch. de Biol.*, T. 23.
34. DUSTIN A. P. 1910. — L'origine et l'évolution des gonocytes chez les Reptiles. *Arch. de Biol.* T. 25.
35. FAURÉ-FREMIET E. — Méthodes chimiques et micro-chimiques applicables à l'Etude cytologique des Œufs. *Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*, avril 1922.
36. FANO C. da. (1920 b). — Method for the demonstration of Golgi's internal apparatus. *J. Physiol.* 53, XCII.
37. FIRKET J. — *Arch. de Bio.* t. 29, 1914.
38. FIRKET J. — On the origin of germ cells in Vertebrates. *Anat. Rec.* vol. 18, 1920.
39. FELL H. B. — *Brit Jour. Exp. Biol.*, 1924.
40. GATENBY J. B. and D. R. BHATTACHARYA. — The cytoplasmic inclusions in the spermatogenesis of an Indian Scorpion. *La Cellule*, vol. XXXV.
41. GATENBY J. B. and WOODGER J. H. 1920. — On the relationship between the formation of yolk and the mitochondria and Golgi apparatus during oogenesis. *J. Roy. Micr. Soc. Part.* 2.
42. GATENBY J. B. — The cytoplasmic inclusions of Germ cells. 1917, b II *Helix aspersa* 62. 555-611. *Quart. Jour. Micr. Science*
43. GATENBY J. B. — 1919 b. V. *Limnæa*, *ibid*, 63, 445-92.
44. GATENBY J. B. — 1919 C. VI *Apanteles glomeratus*, *ibid*, 64. 135-53.

45. GATENBY J. B. — 1920 a, VII The Modern Technique of Cytology. Ibid. 64, 267-301.
46. GATENBY J. B. — 1920 b. On the relationship between the formation of yolk and mitochondria and Golgi Apparatus during oogenesis. *J. Roy. Micr. Soc.* 151, 129-56.
47. GATENBY J. B. — 1921. The microtometist's Vade Mecum. (A. Bolles Lee).
48. GATENBY J. B. — 1922. Some notes on the gametogenesis of *Ornithorhynchus paradoxus*, *Quart. Jour. Micr. Science* 66, 475-94.
49. GATENBY J. B. — 1922 b. The Cytoplasmic inclusions of the germ cells X. The gametogenesis of *Saccocirrus*, *ibid*, 66, 1-48.
50. GATENBY J. B. — 1916. The transition of peritoneal epithelial cells into Germ cells in *Rana temporaria*. Ibid, vol. 61. Part III.
51. GATENBY J. B. — 1923. Further evidence of the Transition of peritoneal cells into germ cells in Amphibia. *J. Roy. Micr. Soc.*
52. GATENBY J. B. — 1924. The Transition of Peritoneal epithelial cells into Germ Cells in *Gallus Bankiva*, *Quart. J. Micr. Soc.*, vol. 68, Part I.
53. GEGENBAUR G. — Über den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung. *Müllers'Archiv.*, 1861.
54. GIROUD Antoine. — Le chondriome. *Archives d'Anatomie Microscopique*. T. XXI Fasc. 2 avril 1925.
55. GOETTE A. 1875. — Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig L. Voss, 964 p.
56. GOLGI. — *Arch. Ital de Biol.* 30, 1898.
57. GOLGI. — *Arch. Ibid. de Biol.* 51, 1909.
58. GUILLIERMOND ET MANGENOT. — Sur la signification des canalicules de Holmgren. *C. R. Ac. Sc.*, 1923.
59. GUILLIERMOND ET MANGENOT. — Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi. *C. R. Ac. Sc.*, 1922.
60. GUILLIERMOND. — Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale. *Arch. d'An. Microsc.* 20. 1, 1924.

61. HENNEGUY L. F. — Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. *Jour de l'Ant. et de la Phys.* t. XXIX.
62. HEMPELMANN F. — Eibildung, Eireifung, und Befruchtung bei *Saccocirrus*. *Zool. Anz.* Bd 30, 1906.
63. HIRSCHLER J. — 1914. Über Plasmastrukturen. (Golgi schr. Apparat. Mitochondria) in den Tunicaten, etc. *Anat. Anz.* 47, 289-311.
64. HIRSCHLER J. — 1916-1917. *Arch. für. Mikr. Anat.*
65. HIRSCHLER J. — 1918. Über den Golgischen Apparat embryonaler Zellen. *Arch. für. Mikr. Anat.* Bd XCI.
66. HOLL M. — Sitzber. der K. Akad. de Wissensch. Math. Naturio klasse, Wien, 1890.
67. JORDAN H. E. — Embryonic History of the Germ cells of the Loggerhead Turtle. Publication n° 251, *Carnegie Institute*, Washington, 1917.
68. KING H. D. 1908. — The oogenesis of *Bufo lentiginosus*. *Jour. Morph.*, vol. XIX.
69. KING S. D. and GATENBY J. B. 1923. — The Golgi bodies of a Coccidian. *Quart. Jour. Micr. Sc.*
70. KUSCHAKEWITSCH S., 1910. — Die Entwicklungsgechichte der keimdrusen von *Rana esculenta*. *Festscher f. R. Hertwig*. Bd. 2. S. 61-224.
71. LEYDIG F. — Anatomisch. Histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. *Berlin*, 1853.
72. LEREBoullet A. — Recherches d'embryologie comparée II sur le développement du Léopard. *Ann. des Sc. Nat. zool.*, t. XVII.
73. LOYEZ M. — Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. *Arch. d'anat. micr.*, t. 8, 1905-1906.
74. LUDFORD R. J. — Contributions to the study of oogenesis of *Patella*. *J. Roy. Micr. Soc.*, 1921.
75. LUDFORD R. J. — The Morphology and Physiology of Nucleolus. *J. Roy. Micr. Soc.*, 1922.
76. LUDFORD R. J. — The Behaviour of the Nucleolus during oogenesis, with special reference to the Mollusc *Patella*. *Ibid.*, 1921.

77. LUDFORD R. J. — The Behaviour of the Golgi bodies during nuclear division, with special reference to Amitosis in *Dytiscus marginalis*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 1922.
78. LUDFORD R. J. — Experiments on the Impregnation of the Golgi Apparatus by means of Osmium Tetroxide. *J. Roy. Micr. Soc.*, 1924.
79. LUDFORD and GATENBY. — Dictyokinesis in Germ. cells. *Proc. Roy. Soc. B* Vol. 92, 1921.
80. MUNSON J. P. — Researches on the oogenesis of the tortoise (*Clemmys marmorata*). *Thl. Am. Jour. of Anat.*, vol. III, 1904.
81. NAKAHARA W. — Studies of Amitosis. *Journ. of Morph.*, 1918.
82. NASSONOV. — Das Golgische Binnennetz und seine Beziehungen zu der sekretion Untersuchungen über die Amphibiendrösen *Archiv. für mikr. Anat.* Bd 97 (1923).
83. NICHOLAS CHLOPIN. — K voprosu o morfologii i mehanisme pri-
jiznennoy okraske Estestvoispytateley pri Perm. S. K. Univ.
3 oct. 1924.
84. NUSSBAUM M. 1880. — Zur Differenzierung des Geschlechts im
Thierreich. *Arch. Mikr. Anat.* Bd XVIII.
85. PAPPENHEIMER A. M. 1916. — The Golgi Apparatus. *Anat. Rec.*,
11, 107-48.
86. PARAT M. et PAINLEVÉ J. — *Extrait des comptes rendus des séances de la Société de biologie*. Séance du 17 janvier 1925.
Rôle du vacuome et du chondriome dans la formation des
grains de sécrétion.
87. PARAT M. et PAINLEVÉ J. — Observations vitales sur les « centr-
phormies » et certaines « centralkapseln ». *Ibid.* Séance du
31 janvier 1925.
88. PARAT M. et PAINLEVÉ J. — 179, 543, 612, 844: 1924. *Comptes
rendus Aca. Sc.*
89. PARAT M. et PAINLEVÉ J. — Mise en évidence du vacuome (ap-
pareil réticulaire interne de Golgi) et du chondriome par les
colorations vitales. *Bulletin d'histologie appliquée*, n° 2 fé-
vrier 1925.
90. PARAT M. et PAINLEVÉ J. — *Comptes rendus de l'Académie des
Sciences*, Paris, Tome 180. N° 14, 6 avril 1925.

90. (a) PRENANT. — a) Sur le protoplasme supérieur. Archoplasme, Kinoplasme, Ergastoplasme. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.* t. XXXV, 1899.
90. (b) PRENANT. — b) Les mitochondries et l'ergastoplasme, idem, 1910.
91. RATHKE H. — Entwicklungsgechichte der Natter Königsberg, 1839.
92. SARRASIN C. F. — Reifung und Furchung des Reptilieneies. *Arbeiten 2 Inst. Würzburg* Bd VI.
93. SCHAXEL J. — Das zusammenwirken der Zellbestandteile bei Eireifung, Furchung, und ersten Organbildung der Echinodermen. *Arch. mikr. Anat.* 75, p. 543-607.
94. SCHMIDT A. H. — Onderzoekingen betreffende het Ovarium der Selachii. Leiden, 1898.
95. SJÖVALL E. — Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch beider Spermato und Ovo-genese zu homologisieren. *Anat. Anz.* Bd XXVIII.
96. SIMKINS, CLEVAND SYLVESTER. — On the Origin and Migration of the so-called Primordial Germ Cells in the Mouse and the Rat. *Acta Zoologica*, 1923, Bd IV.
97. SWIFT C. H. — *Amer. Jour. Anat.*, 1914.
98. THING A. — The function and structure of the Zona pellucida in the Ovarian Eggs of Turtles. *Amer. Jour. Anat.* Vol. 23, 1918.
99. TRINCI G. — Osservazioni sur follicoli ovarici dei Rettili e di altri Vertebrati, con speciale riguardo alla struttura e funzione della granulosa. *Arch. di Anat. e di Embriol.* vol. IV, 1905.
100. VAN DURME. — Nouvelles recherches sur la vitellogénèse des œufs d'Oiseaux, etc... *Arch. de Biol.*, tome XXIX, 1914.
101. VAN der STRICHT O. — La structure de l'œuf des Mammifères. *Archiv. de Biol.*, t. XXI.
102. WALDEYER W. — Eirstock und Ei. Leipzig, 1870.
103. WEIGL R. — Vergleichend. Zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschen Apparat, etc... *Bull. de l'Acad. Scien. Cracovie*, 1912.

104. WILL L. — Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten. *Zool. Anz.* Bd VII.
104. (a) WHEELER. — *Quart. Journ. Mic. Science*, Vol. 68, Part IV, 1924.
105. WINIWARTER H. Von, und SAINMONT G., 1908. — Über die ausschliesslich postfetale Bildung der definitiven Eier bei der Katze. *Anat. Anz.* Bd 32 § 613-616
106. WOODS F. A. 1902. — Origin and Migration of Germ Cells in *Acanthias*. *Amer. Jour. Anat.* Vol., I, p. 307.
-

XV. --- Explication des Planches

Notations

- A R Aire dense (archoplasme ?).
C — Cytoplasme.
c l — Cellules en colonnes du follicule
C Y — Sphères vitellines centrales.
f — Division des corps de Golgi.
f. ep. — Epithélium folliculaire.
f l — Réseau fibrillaire de cytoplasme émanant de la périphérie
de l'oocyte.
gr — Cytoplasme granuleux.
G A — Appareil de Golgi.
G A S — Petits éléments de Golgi.
G. ch — Canaux remplis d'éléments de Golgi.
G A l — Grands éléments de Golgi.
g ep — Epithélium germinatif.
Y N — Noyau vitellin de Balbiani.
G M — Masse de Golgi dans les cellules du follicule.
C G A — Couche corticale de l'appareil de Golgi.
p G A — Couche périphérique de l'appareil de Golgi.
i l — Couche interne de la zona pellucida.
inc — Canal intra-nucléaire.
I s — Poches de cellules germinatives.
M — Mitochondries.
M P — Mitochondries en taches (chondriome).
M C — Couche corticale de mitochondries.
MM — Couche médullaire de mitochondries.
M Y — Sphères vitellines mitochondriales.
N — Noyau.

- n l — Noyau se divisant par amitose.
N L — Nucléole.
NL. EX — Substances nucléolaires expulsées du noyau.
n s — Noyau des cellules du stroma.
O b — Bordure externe de la zona pellucida.
oc — Oocyte.
P Y — Sphères vitellines périphériques.
Str — Cellules du stroma.
th — Thèque.
V — Vacuoles.
vm — Membrane vitelline.
Y — Sphères vitellines.
C Y — Région médullaire des sphères vitellines.
P Y — Région périphérique des sphères vitellines.
V C — Masse vacuolaire.
Z R — Zona radiata.
B — Méthode de Bouin.
D F — Préparation au Da Fano.
C K — Préparation au Champy-Küll.
M K — Préparation au Mann-Kopsch.
-

Testudo Græca

FIG. 1-4. — Demi schématiques. Cellule épithéliale germinative se métamorphosant en oogonie. La figure 1 représente une cellule isolée de l'épithélium péritonéal entourant l'ovaire. La figure 2 montre le stade préparatoire précédant sa transformation en oogonie. L'appareil de Golgi est situé près du noyau sous forme d'un réseau replié. Les figures 3 et 4 sont à tous égards des oogonies; le noyau est arrondi. La figure 4a un appareil de Golgi bipolarisé et une aire de cytoplasme granuleux autour du noyau.

FIG. 5. — Représente un stade précoce d'un oocyte dans lequel le corps complexe de Golgi a juste commencé à se fragmenter; il est juxta-nucléaire.

FIG. 6. — Le stade suivant : les éléments de Golgi se répandent dans le cytoplasme mais un grand nombre d'entre eux ont tendance à s'accumuler près du noyau; de petites vacuoles font leur apparition dans le cytoplasme. Elles sont plus communes à la périphérie.

FIG. 7. — Est un stade plus avancé d'un oocyte; une aire dense argentophile Y N, correspondant probablement au noyau vitellin de Balbiani, fait son apparition. Dans le centre de cette aire est une région moins colorée (A R). Les éléments de Golgi fragmentés semblent se placer dans cette région centrale de cytoplasme dense ou archoplasme de Boveri, ou autour d'elle. L'oocyte

est environ quinze fois plus volumineux que celui représenté figure 5 ; les autres inclusions cytoplasmiques n'ont pas été figurées.

FIG. 8. — Représente un très jeune oocyte montrant la fragmentation probable du nucléole et les substances nucléolaires expulsées du noyau qui l'entourent.

FIG. 9. — Un stade suivant montrant ces substances émigrant du noyau à la périphérie de l'œuf ; la formation de petites sphères vitellines est à noter.

FIG. 10. — Dessin à la chambre claire d'une portion de l'ovaire montrant presque tous les stades de la métamorphose d'un oocyte à partir des cellules germinatives épithéliales. Les mitochondries ne sont pas visibles dans l'épithélium, mais sont distinctes et moins nombreuses dans les oogonies.

FIG. 11. — Stade suivant montrant la répartition des mitochondries dans l'oocyte.

FIG. 12. — Stade suivant, quand l'aire dense (archoplasme ?) est formée et que de nombreuses mitochondries sont visibles autour d'elle ; on voit aussi quelques amas épars de mitochondries à travers le cytoplasme.

FIG. 13. — Montre une portion d'oocyte à un stade avancé de la vitellogénèse ; on peut voir des mitochondries dans tous leurs stades de croissance, depuis les granules minuscules jusqu'aux sphères complètement formées ; quand elles sont bien développées, elles se convertissent en sphères vitellines (M Y).

FIG. 14. — Schéma au fort grossissement de la portion périphérique d'un oocyte assez avancé, et de ses membranes ; à remarquer les striations radiales de la zona

radiata et les prolongements de l'épithélium folliculaire à l'œuf.

- FIG. 15. — Dessin à la chambre claire des formes variées que prennent les éléments de Golgi; on observe en plusieurs endroits des divisions de corps de Golgi.
- FIG. 16. — Montre la région périphérique à un stade avancé de la croissance ($1-2 \frac{m}{m}$) d'un autre spécimen, à un fort grossissement. On voit distinctement les filaments radiaux de la zona radiata chargés de granules (corps de Golgi) et la membrane vitelline. Préparation au Da Fano.
- FIG. 17. — Groupe d'oogonies et d'oocytes; quelques-uns sont binucléés ou multinucléés; un noyau montre un canal intranucléaire (inc).
- FIG. 18. — Schéma d'un œuf bien développé où sont représentées en M les formations mitochondriales, en G les éléments de Golgi, en N L. E X les substances nucléolaires expulsées du noyau, en Y les formations vitello-gènes. C'est seulement afin de donner une idée de la position des diverses inclusions cytoplasmiques à un stade avancé de la croissance.
- FIG. 19. — Un jeune oocyte montrant l'aire dense (archoplasme) et l'aire argentophile entourante (noyau vitellin de Balbiani). Préparation au Da Fano.
- FIG. 20. — Un oocyte montrant l'archoplasme juxta-nucléaire et le noyau vitellin de Balbiani. L'aire centrale (archoplasme) est entourée par une masse compacte de mitochondries et de granules vitellins. Préparation au Champy-Küll.
- FIG. 21. — L'aire argentophile juxta-nucléaire contenant un grand nombre de corps de Golgi. Ceux-ci sont volu-

mineux et noirs, les mitochondries sont petites et faiblement colorées. Préparation au Da Fano.

FIG. 22. — La même vue à l'immersion à l'huile ($1/12''$) montrant plus distinctement les corps de Golgi.

FIG. 23. — Portion périphérique d'un oocyte au faible grossissement, montrant l'épithélium folliculaire, la zona radiata, la membrane vitelline, la zone corticale (CGA) et la zone périphérique (p G A) des corps de Golgi. Da Fano.

FIG. 24. — La même au fort grossissement. Elle montre distinctement les canaux remplis d'éléments de Golgi (G. ch.), les zones corticales et périphériques des corps de Golgi.

FIG. 25-26. — La même partie au fort grossissement de différents spécimens, montrant les canaux remplis d'éléments de Golgi en noir dans la zona radiata.

FIG. 27. — Un jeune oocyte montrant une intense activité nucléolaire à l'intérieur du noyau et un grand nombre de substances expulsées du noyau entourant la membrane nucléaire à l'extérieur. Préparation au Bouin.

FIG. 28. — Un oocyte (fixation au Bouin, coloration au bleu de méthyléosine de Mann) montrant de grosses masses irrégulières de substances nucléolaires expulsées du noyau et des taches faiblement colorées qui sont probablement des mitochondries.

FIG. 29. — Un groupe d'oocytes montrant des substances nucléolaires expulsées.

FIG. 30. — Un oocyte assez avancé montrant l'intense formation et la désintégration des substances nucléolaires émigrées du noyau; les corps fortement colorés sont des nucléoles expulsés et les taches plus claires pro-

blement des mitochondries (Bouin; fuchsine acide, bleu de toluidine, aurantia).

FIG. 31. — Montre les premiers stades de la vitellogénèse.

FIG. 32. — Montre les derniers stades de la vitellogénèse et la différenciation en une zone corticale ou médullaire de vitellus (C Y) et une couche vitellogène périphérique (P. Y.).

FIG. 33. — Montre les membranes d'un oocyte dans lequel la vitellogénèse est assez avancée. On voit distinctement la couche unique de l'épithélium folliculaire, l'épaisse couche de la zona radiata et la membrane vitelline (Préparation au Flemming sans acide acétique).

FIG. 34. — Montre les membranes de l'œuf à un plus fort grossissement. La theca s'est séparée des cellules de l'épithélium folliculaire, qui, par conséquent, ont une forme en colonne. On voit distinctement la membrane vitelline à travers laquelle passent les filaments protoplasmiques de l'œuf à la zona radiata (Fixation au Bouin).

FIG. 35. — Un jeune oocyte montrant de minuscules granules et sphères de mitochondries et les grosses sphères qui marquent le commencement de la vitellogénèse (Flemming sans acide acétique).

FIG. 36. Un stade suivant de la vitellogénèse. Les mitochondries se gonflent dans une vésicule et se convertissent directement en sphères vitellines.

FIG. 37. — La même au fort grossissement.

FIG. 38. — Un oocyte très développé en voie d'atrésie. Les sphères vitellines se désintègrent, deviennent liquides et perdent leur forme.

FIG. 39. — Un ovaire centrifugé fixé par la méthode de

Champy-Küll; la région médullaire montre des cavités et des connexions trabéculaires.

FIG. 40. — Un des oocytes de l'ovaire de la figure 39 vu au fort grossissement; il montre trois couches distinctes : la couche supérieure de vitellus, la couche moyenne de cytoplasme, la couche inférieure de mitochondries.

FIG. 41. — Une partie d'un ovaire centrifugé fixée par la méthode de Da Fano; un des oocytes est binucléé; les corps de Golgi encerclent les deux noyaux; il y a aussi probablement quelques substances nucléolaires expulsées.

FIG. 42. — Un oocyte binucléé fixé au liquide de Bouin; les substances nucléolaires expulsées sont à noter.

FIG. 43. — Une portion périphérique de l'ovaire montrant deux oocytes en train de se développer, avec une rangée de cellules germinatives entre eux à tous les stades de la transformation depuis les cellules épithéliales germinatives jusqu'à l'oocyte.

Pl. 44 - 45 - 46. — Montrent des îlots ou poches de cellules subissant une transformation de cellules épithéliales en cellules germinatives. On voit plusieurs cellules multinucléées ne montrant aucun signe de mitose.

Uromastix Hardwicki

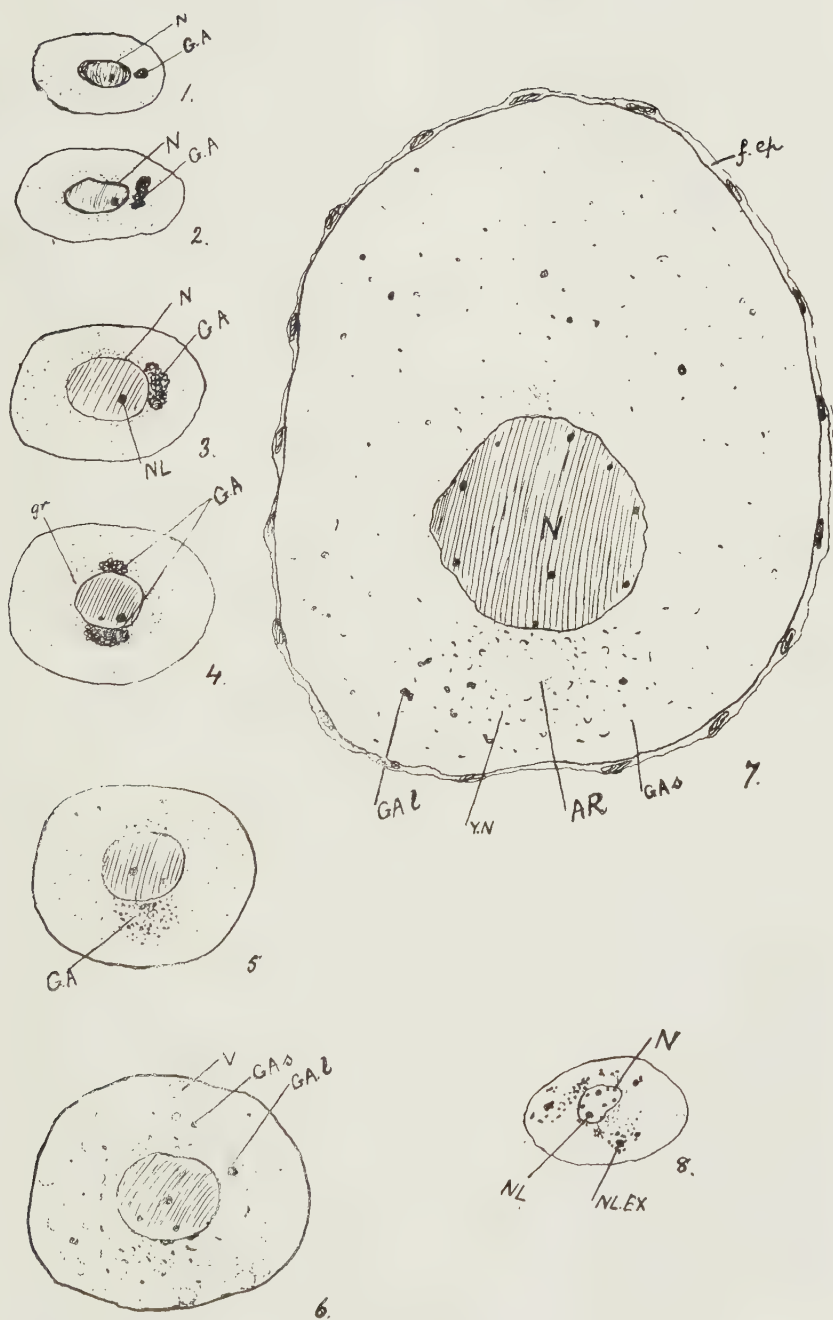
FIG. 47. — Un jeune oocyte vu au faible grossissement, montrant le noyau, les corps de Golgi, et une aire de grosses vacuoles (V. C) (Préparation au Mann-Kopsch).

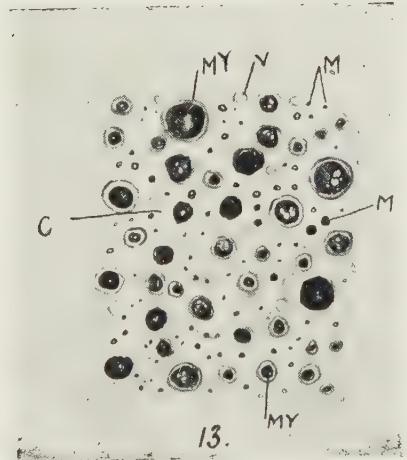
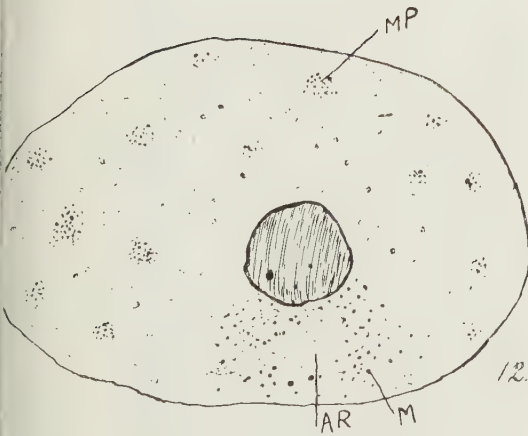
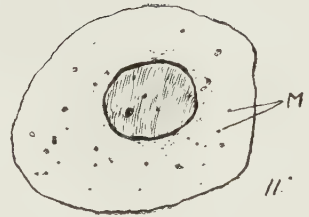
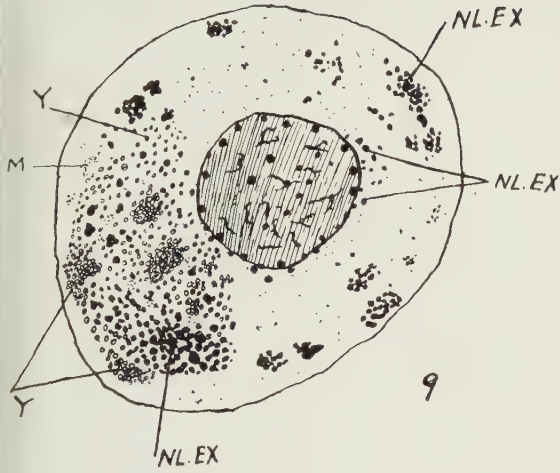
FIG. 48. — Les membranes de deux oocytes mitoyens. L'épithélium folliculaire qui n'est pas unistratifié contient des cellules de trois tailles différentes.

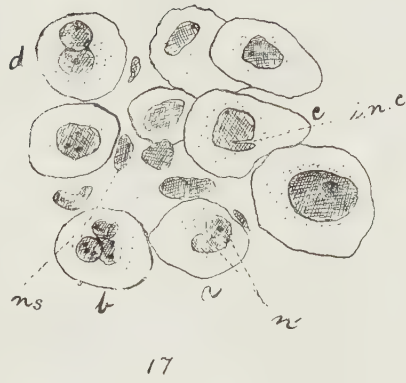
FIG. 49. — Une portion de la périphérie d'un oocyte préparé par la méthode de Da Fano. L'introduction des corps de Golgi de l'épithélium folliculaire dans l'oocyte est ici très remarquable.

FIG. 50. — Une partie d'un oocyte préparé par la méthode de Mann-Kopsch. Elle montre les sphères de Golgi (noires) et les vacuoles (blanches).

PLANCHES







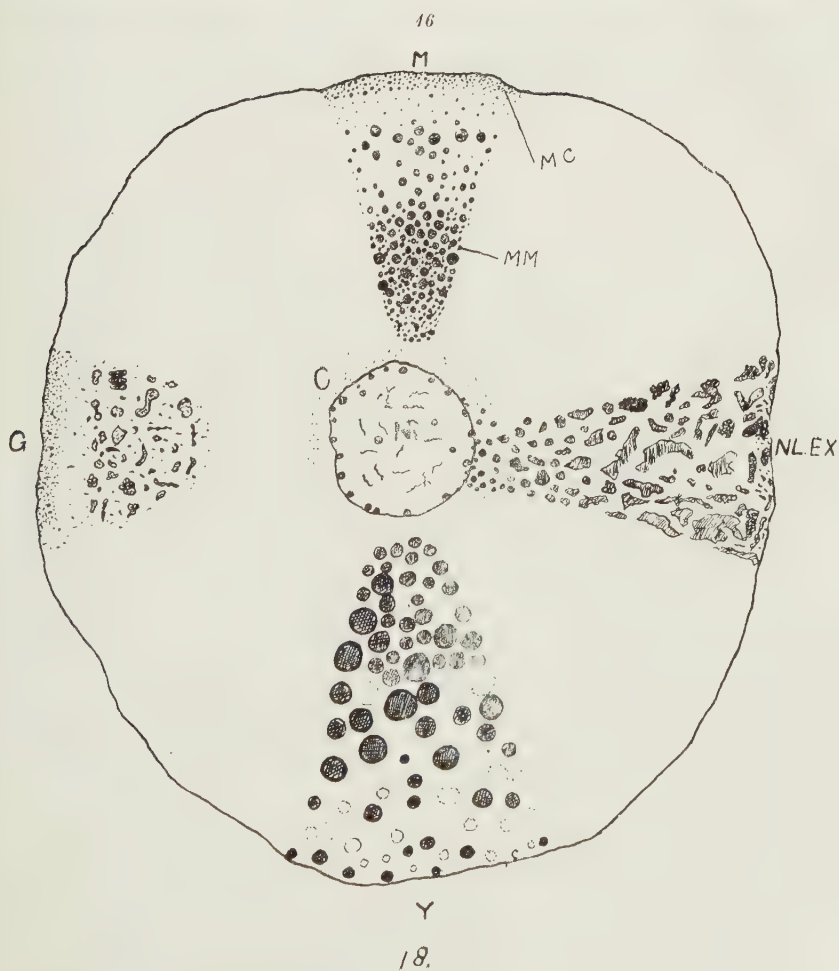
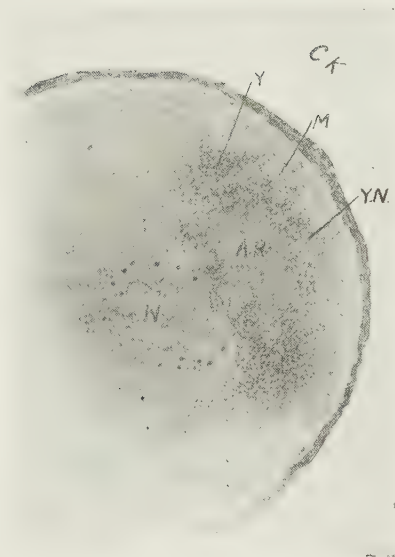


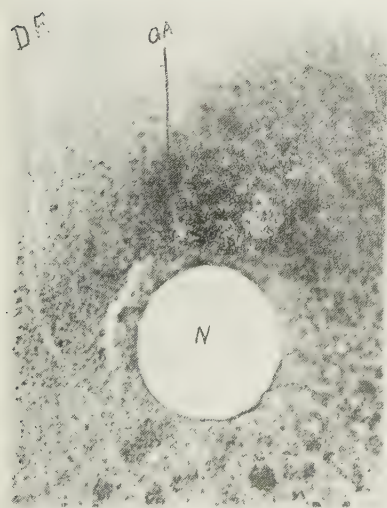
PLANCHE V



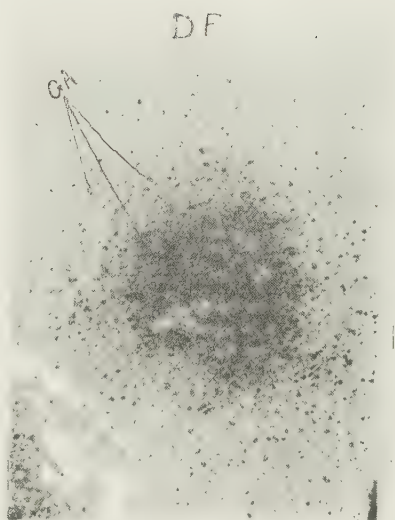
1.



2.



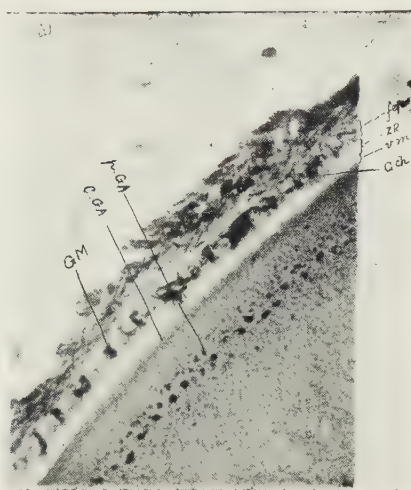
21



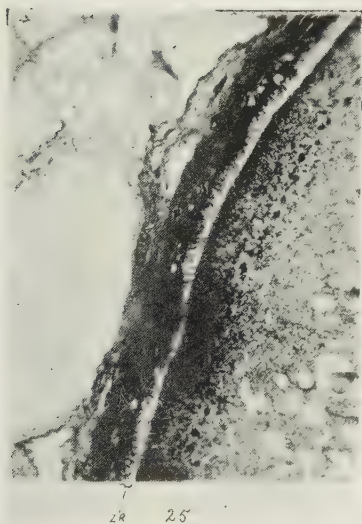
22



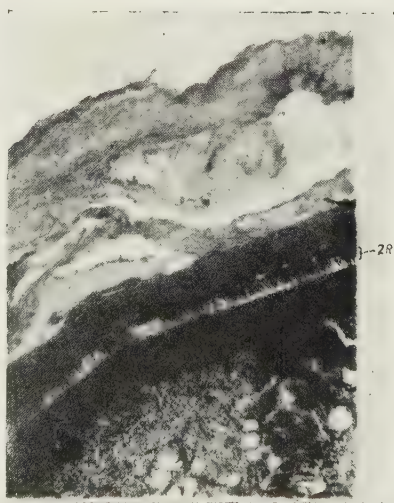
23



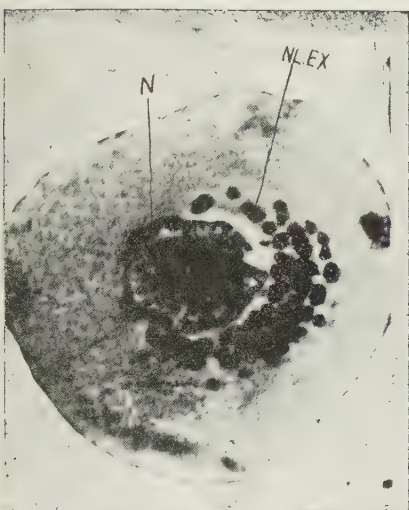
24



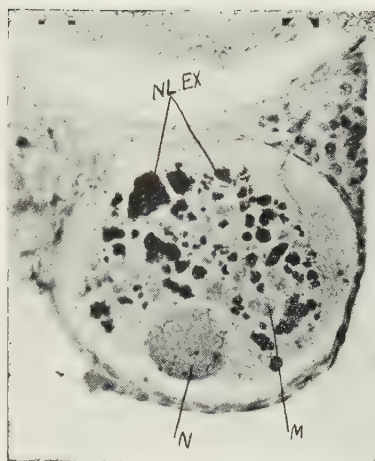
ZR 25



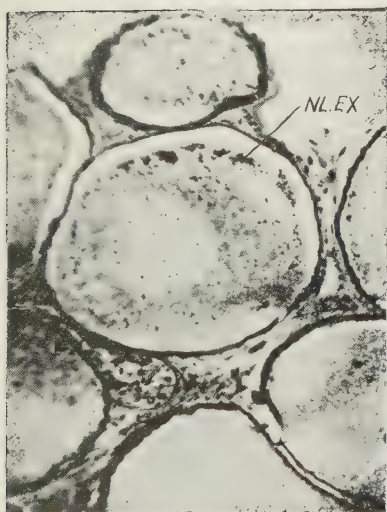
26



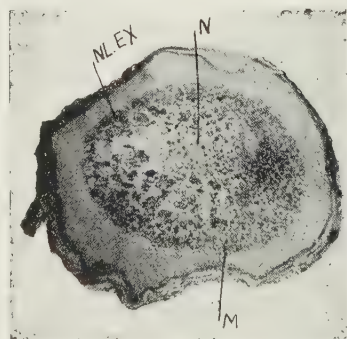
27



28



29

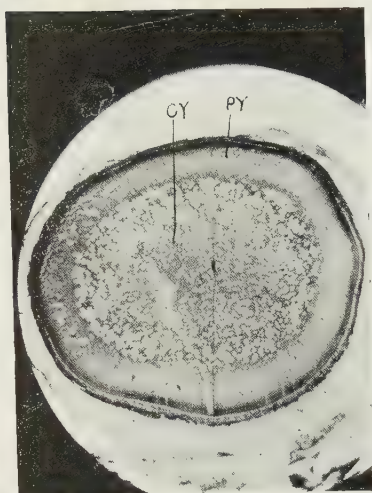


30

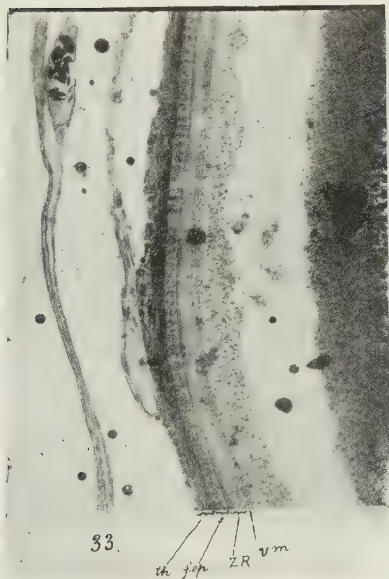
PLANCHE VIII



51



52

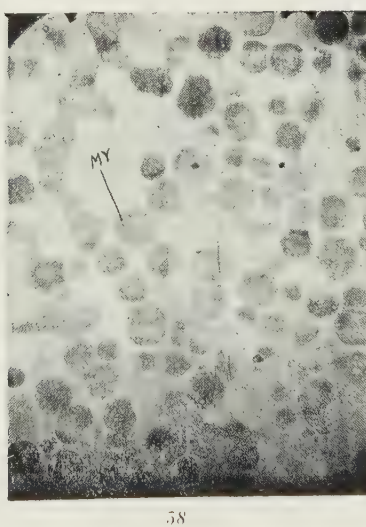
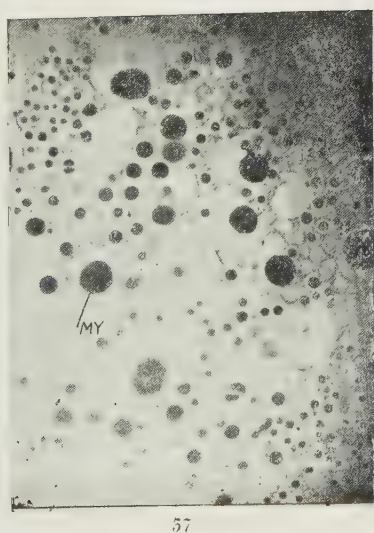
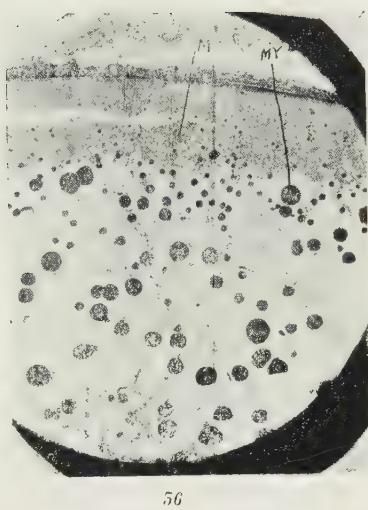
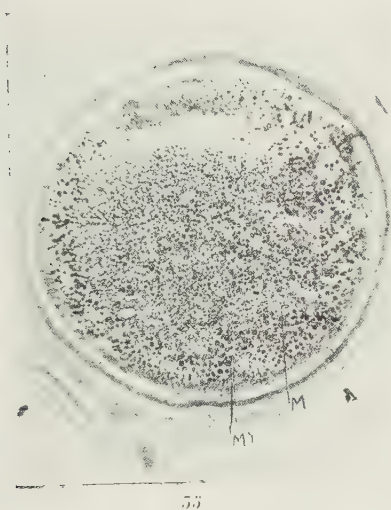


33



34

PLANCHE IX

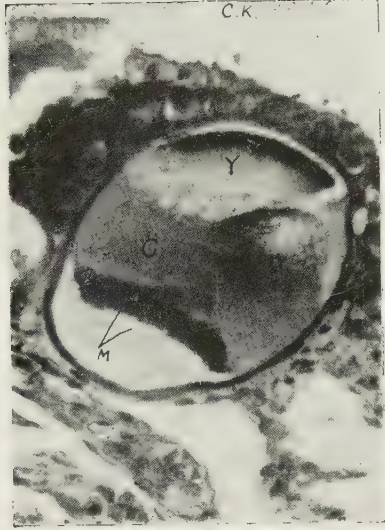


D. R. B.

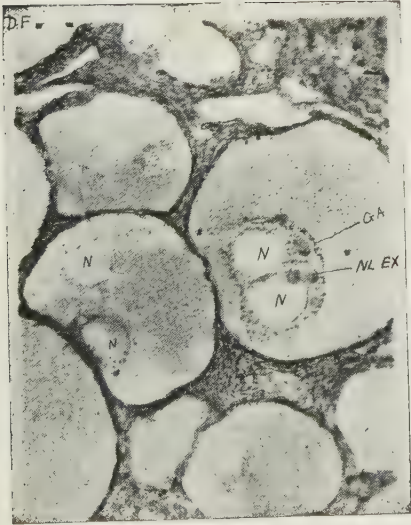
PLANCHE X



39



40



41



42

D. R. B.

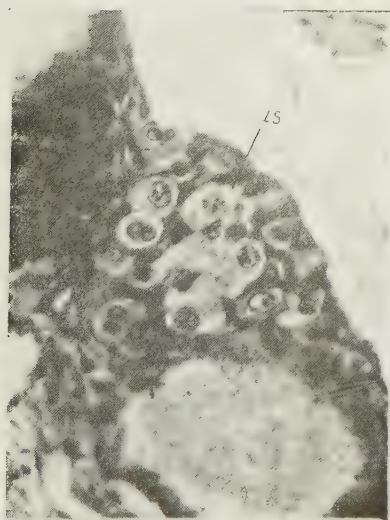
PLANCHE XI



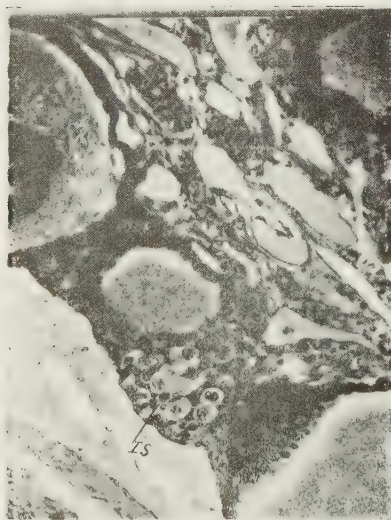
13



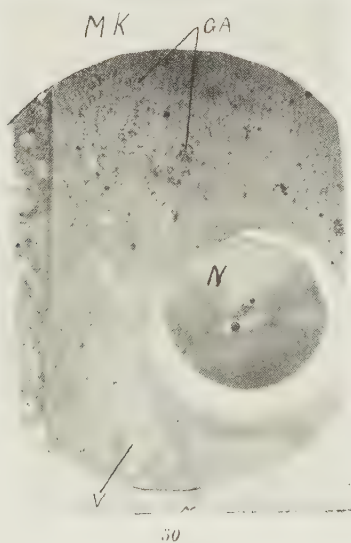
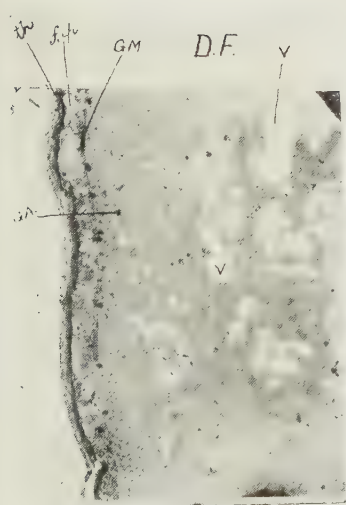
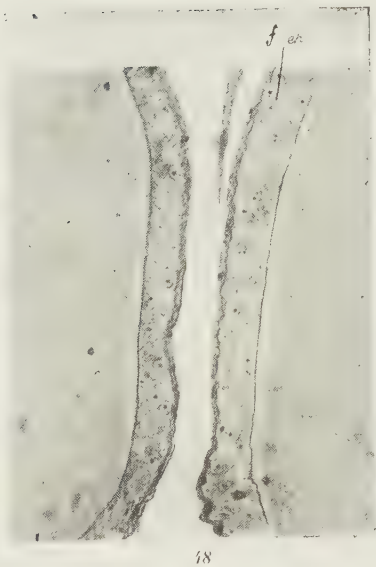
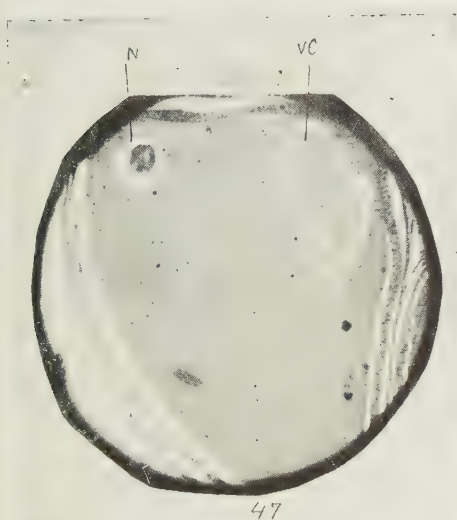
14



15



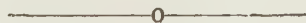
16



Sur la Structure
de la
VESSIE NATATOIRE
de certains Poissons de l'Inde

PAR

DAKSHINA-RANJAN BHATTACHARYA



Sommaire

- I. — Introduction.
 - II. — La Vessie natatoire et l'Ovale chez les Poissons.
 - III. — Morphologie et Histologie de la vessie natatoire.
 - a)* Les SCLÆNIDÆ,
 - b)* Les OPHIOCEPHALIDÆ.
 - IV. — Les Corps rouges et les glandes à gaz.
 - V. — Morphologie, histologie et fonction de l'Ovale.
 - VI. — Résumé.
 - VII. — Bibliographie.
 - VIII. — Explication des Planches.
-

I. --- Introduction

Durant les trois siècles derniers, de nombreuses recherches ont été faites pour élucider certains points concernant la nature et les fonctions de la vessie natatoire chez les Poissons. La toute première littérature est passée en revue par Milne-Edwards (22) et Gouriet (13). La littérature moderne l'est par Bridge (3, 4), Hübner (17), Jaeger (19), Deineka (10), Reis et Nussbaum (28, 40) et Woodland (64). J'ai essayé dans cet ouvrage de décrire la morphologie et l'histologie de la vessie natatoire et de l'Ovale dans les familles de l'Inde des *Sciænidae* et des *Ophiocephalidae*. La famille des *Sciænidae* est bien connue pour posséder le type le plus complexe et le plus intéressant des vessies natatoires. Bien que plusieurs auteurs y aient fait allusion, il n'existe cependant aucune description détaillée ou diagramme montrant les positions relatives de la vessie natatoire et des autres organes.

La famille des *Ophiocephalidae* est intéressante parce que la vessie natatoire va de la tête à l'extrémité de la queue et que l'Ovale est situé sur le même plan qu'elle, à l'extrémité de la queue. La présence de l'Ovale dans ces deux familles n'a encore été signalée par aucun travail antérieur.

Woodland (64) a remplacé le mot : « Air-bladder » par « Gas-bladder » et je suis en parfait accord avec lui, car « Air-bladder » donne une idée fausse, le gaz de la vessie natatoire n'étant jamais de l'air. Je suis reconnaissant au Doc-

teur Woodland de m'avoir suggéré ce travail et indiqué la littérature sur le sujet.

Ce travail fut commencé au Zoology Department à l'Université d'Allahabad (Indes) et terminé au Laboratoire de Zoologie à l'Université de Paris. Je suis reconnaissant à Messieurs les Professeurs Pérez et Wintrebert de m'avoir ouvert leurs laboratoires et prodigué les conseils et critiques les plus avisés ; je remercie le Docteur M. Parat d'avoir bien voulu parcourir mon manuscrit.

II. — La Vessie natatoire et l'Ovale chez les Poissons

La vessie natatoire a la forme d'un gros sac rempli de gaz, sac faisant saillie dorsalement dans la cavité générale, en contact avec le péritoine et de situation ventrale par rapport à la colonne vertébrale. Elle peut prendre les formes les plus variées : simple, conique, ronde, fusiforme, ovale, en forme de cœur, de fer à cheval, enfin elle peut être très divisée et arborescente, comme dans les familles des *Sciænidae* et des *Polynemidae*.

Pendant l'ontogénèse, la vessie se développe comme un diverticule de la partie antérieure du tube digestif, ordinairement à la face dorsale de l'œsophage ; par suite, chez tous les Poissons, la cavité de la vessie est primitivement en communication avec la cavité du canal digestif. Chez les Poissons adultes, cette communication entre la cavité de la vessie natatoire et l'extrémité antérieure du canal digestif peut ou non persister. Les Poissons qui gardent cette communication au moyen d'un *ductus pneumaticus* court ou long sont appelés Physostomes et ceux qui la perdent sont des Physoclistes. Les deux familles que je vais étudier ici appartiennent à ce dernier groupe.

Chez les Physoclistes se développe un organe connu sous le nom d'Ovale. Il remplit la même fonction que le *ductus pneumaticus* des Physostomes. Sa position normale est dorsale et postérieure par rapport à la vessie natatoire. Il y a une

ouverture contrôlée par un sphincter musculaire entre l'Ovale et la vessie natatoire. L'Ovale est un organe peu connu qui n'a été signalé que chez quelques Poissons par Reis, Nussbaum, Tracy et Woodland. De nombreuses familles n'ont pas été encore étudiées à ce point de vue.

III. — Morphologie et Histologie de la Vessie natatoire

a) **Sciænidæ.** — La famille des *Sciænidæ* montre le plus extraordinaire développement d'appendices sur les côtés et aux deux extrémités de la vessie natatoire. Ces diverticules en cæcums pénètrent dans la région de la tête et de la queue, même dans les nageoires pectorales et anales et l'opercule où ils arrivent à toucher la mince couche de peau qui est si transparente que les cæcums sont visibles à l'œil nu.

La faune indoue appartenant à cette famille se divise en quatre genres : 1° *Sciænoides*; 2° *Sciæna*; 3° *Otolithus*; 4° *Umbrina*. J'ai pris respectivement comme types de ces quatre genres : *Sciænoides pama*, *Sciæna coitor*, *Otolithus ruber* et *Umbrina dussumieri*. Ces Poissons se trouvent dans les Océans Indien et Atlantique; ils sont inconnus dans l'Océan Pacifique et la Mer Rouge. Ils sont nombreux sur la côte indoue et remontent les rivières. Les spécimens de *Sciænoides pama* et de *Sciæna coitor* ont été récoltés par l'auteur dans des rivières à une distance d'environ 600 milles de l'Océan à l'intérieur des terres. Les vessies natatoires de nombre de ces Poissons sont récoltées le long des côtes de l'Inde pour fabriquer de la colle.

Les parois de la vessie sont de texture très variable dans les différents genres. Cependant on peut dire qu'elles sont en général constituées des mêmes couches. Il y a deux en-

veloppes distinctes, la tunique externe et la tunique interne. La tunique externe est de beaucoup la plus épaisse et constitue la plus grande partie de la paroi. Elle est formée de deux couches principales de fibres élastiques et non musculaires. Dans la couche extérieure, ces fibres sont généralement longitudinales et dans la couche intérieure, elles sont disposées circulairement. Mais dans les deux couches se trouvent des fibres obliques. Il y a aussi une certaine quantité de tissu conjonctif et quelquefois une couche spéciale généralement connue sous le nom de couche nacrée argentée.

La tunique interne consiste ordinairement en une couche de tissu conjonctif où sont plongés des capillaires sanguins et une couche plus interne de cellules habituellement desquamantes. La tunique externe est bordée du côté externe par une couche plus ou moins épaisse de tissu adipeux.

SCIÆNOIDES PAMA. — Certaines ramifications de la vessie natatoire chez ce type (fig. 1, 2) prennent une forme intéressante qui n'a pas été décrite jusqu'à maintenant. De la région postérieure de la vessie natatoire naissent deux branches latérales qui se dirigent vers l'avant et pénètrent dans la tête. Là elles se subdivisent, des ramifications vont à la nageoire pectorale, à l'opercule. Une paire de branches antérieures ou cæcums vont en avant aux côtés des capsules auditives et se terminent sur une paire de fontanelles à la partie antérieure des capsules. Les cæcums se terminent par un renflement en ampoule et ils s'appuient sur une mince membrane fibreuse recouvrant les fontanelles des capsules périotiques. Il y a ainsi établissement d'une étroite connexion entre les cæcums et la périlymphe des organes auditifs au moyen d'une mince membrane. De l'extrémité pos-

térieure de la vessie natatoire naît une branche anale qui pénètre à la base de la nageoire anale.

Le fait le plus intéressant cependant, fait qu'on n'a jamais signalé jusqu'ici, est la formation de ce que j'appelle les sacs dorsal et ventral de la vessie natatoire (fig. 1 dans le texte V S et d s). En ouvrant le corps de poissons appartenant aux genres *Sciænoides* et *Scæna*, j'ai trouvé un sac sem-

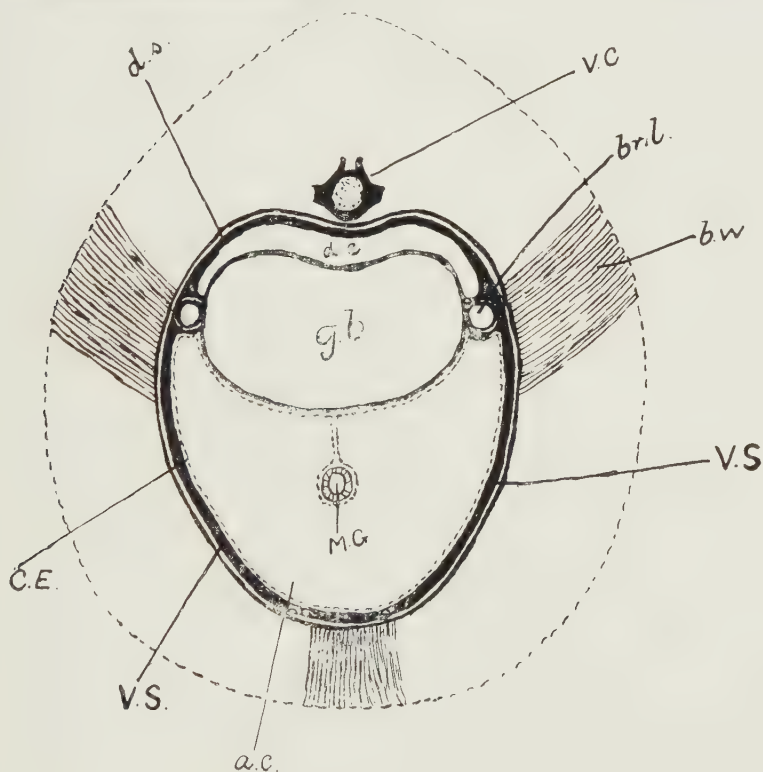


FIG. 1
SCIÆNOIDES PAMA

Schéma d'une coupe transversale dans la région moyenne de la cavité abdominale, montrant la position relative de la vessie natatoire, de ses sacs ventral et dorsal et du péritoine ou épithélium cœlomique; le sac ventral court dans la paroi du corps, enfermant la cavité abdominale.

blable à une excroissance enveloppant tous les viscères. La fig 1 montre une coupe (b. w.) de la paroi du corps ainsi que celle du sac ventral (v. s.). Une bonne partie du sac ventral a été enlevée afin de montrer la vessie natatoire et les organes viscéraux. La portion postérieure des organes viscéraux a été enlevée afin de donner une idée des positions relatives de la vessie, de ses branches latérales (br. l.) et du sac ventral enveloppant (v. s.). Le sac ventral a été détaché en partie de la paroi du corps à laquelle il était étroitement accolé. Il forme comme une seconde paroi à l'intérieur de la cavité du corps entourant la cavité abdominale. La fig. 2 ne montre pas cette structure car le sac a été enlevé en entier ainsi que les organes viscéraux afin de montrer clairement les ramifications de la vessie natatoire. Qu'est exactement cet organe et quelle relation peut éventuellement exister entre lui et la vessie natatoire sont des points que je ne suis pas encore arrivé à élucider complètement.

Un sac de même nature lui correspond dorsalement par rapport à la vessie natatoire. Sur les côtés, dans la région où l'on trouve les branches latérales (l. br.) de la vessie, les sacs dorsal et ventral se rejoignent. Il y a là une connexion lâche (fig. 1 du texte) entre les sacs et les côtés de la vessie natatoire. Ces sacs sont solides et ne s'ouvrent nulle part dans la vessie. Extérieurement leurs parois se continuent et l'on a l'apparence d'un seul sac enveloppant tous les viscères et la vessie. Dans la région dorsale, entre le sac dorsal et la vessie, se forme une cavité secondaire (d. c.) qui, je crois, n'a aucun rapport avec la cavité cœlomique.

Ces sacs sont en grande partie composés de tissu conjonctif avec une assez grande quantité de tissu adipeux. Du côté interne le sac ventral est tapissé d'une couche brillante de

péritoine argenté. Du côté externe, à l'intérieur des muscles de la paroi du corps, il y a aussi une couche argentée brillante. Le sac ventral est ainsi situé entre la paroi du corps et l'épithélium péritonéal de la cavité abdominale (fig. 1 du texte V. S.). En ce qui regarde son origine, je crois qu'il naît comme une production de l'extrémité dorso-latérale de la vessie natatoire, presque tout à fait de la même manière que les appendices dorsaux et ventraux décrits par Gunther (14, a) chez *Collichthys lucida*. Les lobes latéraux se développent entre la paroi du corps et le péritoine et se rencontrent ventralement. La cavité des lobes est oblitérée par la compression des parois et le développement du tissu adipeux et ainsi un sac solide est produit à partir de la vessie natatoire qui garde seulement avec lui une lâche connexion par ses parois latérales. Je crois que le sac dorsal a exactement la même origine que le sac ventral. Les productions latérales de la vessie se dirigent dorsalement, se rejoignent et se fusionnent en un mince feuillet. Les parois latérales se fusionnent extérieurement et cela donne naissance à une cavité secondaire entre le sac dorsal et la vessie natatoire.

La fig. 1 du texte montre une coupe transversale de la région moyenne de la cavité abdominale. Les sacs dorsal et ventral (en noir) sortent des extrémités latérales et enveloppent complètement la cavité abdominale. Les organes viscéraux et la vessie natatoire sont entièrement à leur intérieur. Ils proviennent très probablement tous deux de la vessie natatoire mais ils ne possèdent aucune des fonctions attribuées à cette dernière. Les deux diverticules latéraux (br. l.) et la branche caudale (br. c.) perforent le sac ventral quand elles quittent la cavité abdominale. Les ramifications des diverticules latéraux dans la tête ne sont pas tout à fait symétriques. Il

Il y a aussi de légères variations individuelles dans des spécimens différents. Dans la région la plus antérieure, la vessie natatoire est étroitement liée dorsalement par un épais tissu ligamentaire au squelette axial et aux parois du corps adjacentes. Aucune branche ou excroissance ne naît directement de la partie antérieure de la vessie. La capsule auditive (fig. 2 A U) est un volumineux organe arrondi et massif relativement au reste de la tête; les deux capsules sont situées très près l'une de l'autre du côté ventral. La cavité de chaque capsule est grande et contient une grosse pierre de forme caractéristique.

SCIÆNA COITOR. — Les diverticules de la vessie natatoire dans cette espèce sont beaucoup plus compliquées que dans le groupe précédent. De l'extrémité antérieure de la vessie naissent deux évaginations. Chacune se divise en trois branches qui subissent elles-mêmes des subdivisions. Une de ces branches se dirige en avant et forme quatre cæcum latéro-ventraux allant à la capsule auditive comme dans le type précédent. Ces cæcums se terminent en ampoules aplaties sur les fenêtres ovales ou fontanelles (fig. 3 o. v.) des capsules auditives. La fig. 3 (1 a) montre le côté ventral de la fontanelle; on voit les extrémités des cæcums sectionnés pour donner une idée de la forme de la fontanelle qui, en position ordinaire, est cachée par les extrémités dilatées des cæcums. Ici aussi une membrane fibreuse sépare la périlymphe des extrémités des cæcums. Une touffe de cæcums d'une des branches antérieures se termine sous la mince peau transparente de l'opercule (fig. 3, 1 c.). La peau est ici très pigmentée et transparente, elle laisse voir à l'œil nu les terminaisons des cæcums. La fig. 3 (1 b.) mon-

tre une touffe de cæcums enveloppée de tissu graisseux, pénétrant à la base de la nageoire pectorale. Les touffes de cæcums naissant des côtés latéraux de la vessie natatoire dans la cavité abdominale sont intéressantes. De 9 à 10 paires de productions cæcales se forment sur les côtés de la vessie. Elles sont étroitement incluses en un lobe volumineux (fig. 3 af) de tissu adipeux. Elles se subdivisent en branches de plus en plus petites. La cavité de la vessie se continue même dans les plus fines branches, toutes les ramifications sont creuses et contiennent le même gaz que la vessie natatoire. L'immense développement du tissu adipeux est un caractère marqué de ce type. Dans la région de la tête, les cæcums sont enfouis dans de la graisse, du tissu conjonctif et les prolongements du rein céphalique; il faut une dissection très soignée pour les en séparer.

Les deux gros lobes latéraux de tissu adipeux dans la région abdominale semblent prendre naissance au point de jonction des côtés de la vessie natatoire et des parois du corps et cela fait penser à la même position du sac ventral du type précédent. Ils sont cependant différents de ce dernier en ce qu'ils ne sont pas étroitement attachés aux parois du corps et qu'ils n'entourent pas complètement la cavité du corps. Généralement les lobes se rejoignent sur une ligne ventrale médiane, mais les régions antérieures et postérieures restent ouvertes. Les cæcums sont de leur côté externe, près de la paroi du corps. Le côté interne des lobes est rempli de tissu adipeux et ne montre pas de touffes de cæcums (fig. 3 af). Ces touffes latérales ressemblent jusqu'à un certain point à ce qui a été décrit chez *Corvina lobata* par Cuvier et Valenciennes (9).

OTOLITHUS RUBER. — La vessie natatoire est de forme ovale, elle s'étend sur toute la longueur de la cavité abdominale, s'amincit graduellement jusqu'à devenir un filament à l'extrémité postérieure (fig. 4). Un nombre immense de cæcums naissent sur les régions latérales antérieure et postérieure. Ceux de la région postérieure sont en arrière du plan de l'anus et se terminent à la base de la nageoire ventrale. Chacun des gros cæcums se divise et se subdivise et chevauche sur ses voisins, de telle sorte qu'il y a un lobe continu de chaque côté de la vessie natatoire, supporté par du tissu conjonctif lâche. Le nombre des cæcums principaux varie suivant les spécimens et même dans un seul individu suivant le côté. Les touffes cæcales des deux côtés de la vessie natatoire ne sont pas symétriques comme forme et distribution.

Il est remarquable que dans ce type aucune branche ne se rende à la tête, aux nageoires pectorales et à l'opercule. Des lobes latéraux sont aussi formés dans ce type par le chevauchement d'un très grand nombre de touffes de cæcums soutenues par du tissu conjonctif. Le tissu adipeux existe, mais, comparativement au type précédent, en quantité négligeable.

UMBRINA DUSSUMIERI. — Cette espèce combine dans la nature des productions cæcales ce que l'on trouve dans les deux types précédents (fig. 5). L'arrangement des cæcums de la région abdominale est le même que chez *Otolithus ruber*. On trouve des lobes lâches au même endroit. Dans la région de la tête les productions se rapprochent plutôt de celles de *Sciæna coitor*. Une paire de fontanelles recouvertes d'une épaisse membrane fibreuse est dans la po-

sition habituelle. Mais aucun des cæcums ne semble atteindre la fenêtre ovale bien qu'ils en soient rapprochés.

Une paire de cæcums semble s'appuyer sur la région ventrale médiane de la capsule auditive, mais on n'observe pas la formation d'une fenêtre. Les branches se rendant à l'opercule soulignées par une couche pigmentée sont abondantes.

b) **Ophiocephalidæ.** — La vessie natatoire dans la famille des *Ophiocephalidæ* occupe presque les $\frac{2}{3}$ de la longueur totale du corps de l'animal. Elle s'étend sur presque toute la longueur de la cavité abdominale et se continue dans la région de la queue jusqu'à son extrémité postérieure. L'extension de la vessie dans la queue est probablement rendue nécessaire par la compression latérale du corps des poissons de cette famille. La famille des *Ophiocephalidæ* comprend huit espèces dont les quatre suivantes, que j'ai examinées, sont communes dans le Nord de l'Inde.

Ce sont des poissons d'eau douce qui habitent les étangs et les rivières. Ils ont un mode de respiration amphibie et peuvent vivre de longues périodes hors de l'eau; ils peuvent parcourir quelques distances sur le sol, spécialement quand il est humide. Ils ont une très vaste répartition dans le Nord des Indes.

La vessie natatoire a la même position et une forme allongée dans toutes les espèces. Chez *Ophiocephalus marulius* (fig. 8) et *Ophiocephalus striatus*, elle commence environ au niveau des nageoires pectorales et va jusqu'au bout de la queue ainsi qu'un sac allongé. Chez *Ophiocephalus gachua* (fig. 13) et *Ophiocephalus punctatus* (fig. 9) la vessie a son origine un peu en avant de la partie moyenne de la cavité

abdominale et, ainsi que chez les autres formes, va jusqu'à la base de la nageoire caudale.

L'examen du contenu de la vessie natatoire d'*Ophiocephalus marulius* montre que l'élément gazeux consiste en acide carbonique 2,16 %, en oxygène 24,5 % et en azote 73,3 %. Ceci est tout à fait en accord avec la théorie adoptée actuellement que la vessie natatoire renferme plus d'azote que d'oxygène chez les Poissons d'eau douce qui vivent dans de l'eau peu profonde et ne changent guère de niveau.

La paroi de la vessie montre la même succession de couches que chez les *Sciænidae*. Il y a cependant une différence en ce que la tunique externe est beaucoup plus mince et relativement transparente, de sorte qu'on voit les corps rouges (fig. 8 R. B.) briller au travers. Le septum même (fig. 9, sept.) est distinctement visible.

IV. — Les Corps rouges et les Glandes à gaz

Une grande confusion a été créée par plusieurs auteurs qui ont décrit les corps rouges comme des glandes rouges. Les corps rouges sont des formations tout à fait distinctes des glandes à gaz, il n'existe en réalité aucune « glande rouge » et ce nom consacre une erreur. Cette confusion est due à ce que chez les Poissons Physoclistes les corps rouges et les glandes à gaz se trouvent généralement étroitement associés, à tel point qu'on les a considérés comme un seul et même organe : la glande rouge. Chez de nombreux Poissons Physostomes (par exemple : l'Anguille) les corps rouges sont distincts de l'aire des glandes à gaz.

Avant que ce fait fût bien mis en évidence (64), on pensait (par exemple 4) que les Poissons Physostomes ne possédaient pas de glandes à gaz ou de vraies glandes rouges. C'est pourquoi j'emploierai le terme de corps rouges pour désigner exclusivement une masse de vaisseaux sanguins formés de capillaires artériels et veineux (ou *rete mirabile* ainsi qu'on la nomme quelquefois) située dans la paroi de la vessie natatoire. Au contraire, les glandes à gaz sont une modification de l'épithélium de la vessie, consistant généralement en cellules glandulaires en colonnes et granuleuses.

Dans la majorité des Poissons ces deux structures sont étroitement associées. D'après la littérature (64), les corps rouges et les glandes à gaz de différentes espèces de Pois-

sons peuvent être divisés en trois groupes ainsi qu'il suit :

- 1° Ceux chez lesquels l'épithélium glandulaire est composé d'une seule couche de cellules qui reste simple, dépourvue de plis ou très simplement plissée; les *retia mirabilia* (corps rouges) sont au nombre de 1 ou 2, larges et distinctement séparés des glandes à gaz, les capillaires du réseau se réunissant pour former de larges artères et veines avant d'entrer en connexion avec l'épithélium glandulaire;
- 2° Ceux chez lesquels l'épithélium glandulaire est disposé en simples plis, en une aire restreinte; le *rete mirabile* (corps rouge) est contigu aux glandes à gaz, bien que quelques capillaires se réunissent avant d'irriguer l'épithélium;
- 3° Ceux chez lesquels la glande ne consiste pas en une simple couche repliée de cellules, mais en une masse de plusieurs couches de cellules, formant ainsi un type massif d'épithélium glandulaire; le *rete mirabile* (corps rouge) est toujours contigu à l'épithélium glandulaire, les capillaires ne se réunissant jamais, la masse de cellules est pénétrée par les fins canaux. Reis (40 a) croit qu'il existe des types d'épithélium transitoires entre les nos 2 et 3. Elle pense que le type de glande massive dérive du type replié. Woodland (64) nie avec force cette assertion parce que dans le développement la glande massive ne passe jamais par le stade replié.

OPHIOCEPHALIDÆ. — La forme et la disposition des corps rouges et des glandes à gaz permettent de distinguer deux catégories dans cette famille : 1° Ces organes sont à la partie la plus antérieure de la vessie natatoire, par exemple *Ophiocephalus punctatus* et *Ophiocephalus gachua* (fig. 9, 13 R B) et 2° Ils sont situés à la région ventrale de la vessie d'une manière arborescente, comme en éventail, par

exemple *Ophiocephalus striatus* et *Ophiocephalus marulius* (fig. 8 a, 10).

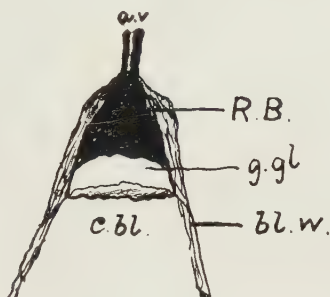


FIG. 2

OPHIOCEPHALUS PUNCTATUS

Schéma montrant la région antérieure de la vessie natatoire, le corps rouge en forme de cloche; la glande à gaz forme la doublure du corps rouge et se prolonge à quelque distance de lui. Elle couvre ainsi postérieurement une aire qui n'est pas contiguë au corps rouge. On peut voir l'artère et la veine entrant dans la vessie natatoire à l'extrémité antérieure.

Dans les premiers, le corps rouge (fig. 2 du texte) est en forme de cloche constituant la paroi antérieure au niveau de la portion initiale de la vessie. Non seulement la glande à gaz lui est contiguë sur toute sa longueur, mais elle s'étend sur une bonne distance au-delà, postérieurement (fig. 2 du texte). La fig. 10 montre une coupe transversale du corps rouge et de la glande à gaz à leur début, à la partie antérieure de la vessie natatoire. Le corps rouge est une masse compacte de capillaires et la glande à gaz est du type massif. La fig. 11 est un dessin à la chambre claire de la même vessie au niveau de la partie postérieure de l'aire de la glande à gaz. Ici le corps rouge est absent et les capillaires sanguins

sont abondants. Ce fait est intéressant car il combine les conditions trouvées dans les numéros 2 et 3 des types de corps rouges décrits par Woodland (64). Il ressemble au type 3 par sa glande à gaz massive. La région antérieure de la glande est irriguée directement par les capillaires du corps rouge (fig. 10) qui lui est contigu, mais la partie postérieure est loin du corps rouge (fig. 11) et, naturellement, il y a un certain nombre de fusions de capillaires, comme dans le type 2, avant qu'ils irriguent l'épithélium glandulaire.

Chez *Ophiocephalus striatus* et *Ophiocephalus marulius*, les corps rouges sont très en évidence dans la région ventrale médiane de la vessie natatoire. Ils occupent plus de la moitié de sa longueur et ont une forme arborescente caractéristique (fig. 8 et 8 a). Le tronc est formé par l'artère et la veine correspondantes; les branches de ce tronc principal se divisent et se subdivisent et donnent enfin naissance à une formation en éventail du corps rouge. Il y a de la sorte, dans ces types, un grand nombre de corps rouges et les glandes à gaz qui sont massives leur sont toujours contiguës, ainsi que dans le type 3 décrit ci-dessus.

SCIÆNIDÆ. — Le corps rouge et les glandes à gaz de cette famille sont toujours du type 3. Ils sont situés comme un organe très visible (fig. 4-6) dans la région ventrale antérieure de la vessie natatoire. Ils sont exactement situés contre l'Ovale et toujours dans la partie antérieure de la vessie. Il y a de légères variations de formes dans tous les genres. Prenant *Sciænoides pama* comme type (fig. 7) nous trouvons que la glande à gaz est du type massif contenant une masse compacte de cellules étroitement accolées. Le volumineux corps

rouge est en réalité composé d'un grand nombre de petites plaques de *rete mirabile*. Ces plaquettes sont situées l'une derrière l'autre en position inclinée, s'imbriquant comme les tuiles d'un toit (fig. 7 R. B.). Au microscope binoculaire on peut aisément les isoler. A ma connaissance cette forme de corps rouges n'avait pas encore été signalée.

V. -- Morphologie, Histologie et fonction de l'Ovale

L'Ovale est un organe bien moins connu et plus intéressant que le conduit pneumatique. Quoique tous deux éliminent le gaz de la vessie, ils diffèrent cependant en ce que, tandis que le conduit pneumatique amène le gaz à l'extérieur, l'Ovale le fait diffuser dans le courant sanguin qui le récupère. L'Ovale, ainsi appelé par Corning (8) à cause de sa forme, est ordinairement situé à la partie postérieure dorsale de la vessie natatoire. Dans des conditions ordinaires chez beaucoup de Poissons, il est difficile à déceler car ses parois sont très minces et transparentes. Mais quand les glandes à gaz sont actives et que l'Ovale se contracte, il est facile à mettre en évidence. On peut aussi le révéler en l'arrosant d'alcool ou en injectant du liquide de Mann dans la vessie et la fixant pendant environ 12 heures : l'Ovale apparaît en rose. Dans la famille des *Ophiocephalidæ*, l'Ovale a une position particulière en ce qu'il est situé à l'extrémité postérieure de la vessie, en continuation avec elle (fig. 9). Il en est séparé par un septum de forme conique (fig. 12) qui acquiert parfois une position verticale (fig. 9, sep.). Dans cette famille, l'Ovale occupe généralement à peu près le $\frac{1}{5}$ de la longueur totale de la vessie natatoire. Ses parois sont plus minces et beaucoup plus vascularisées que celles de la vessie. Il reçoit son irrigation artérielle d'une branche de l'artère de la vessie qui

naît elle-même du 4^e vaisseau branchial efférent du côté gauche. En ceci, cette famille diffère de la majorité des Téléostéens chez lesquels l'artère de la vessie dérive de l'artère cœliacque. Une artère et une veine provenant respectivement de l'artère et de la veine caudale entrent aussi dans l'extrémité postérieure de l'Ovale.

Alors que la surface interne ordinaire de la vessie est bordée d'un épithélium desquamant et d'une couche mince mais dense de tissu conjonctif sous lequel se trouvent les capillaires sanguins, dans l'Ovale le tissu conjonctif semble être absent et les capillaires, très nombreux et formant des plexus, ne sont séparés des gaz de l'Ovale que par une mince couche d'épithélium desquamé. Dans la vessie, le tissu conjonctif doublant l'épithélium la rend tout à fait imperméable aux gaz, comme Bohr (2) l'a prouvé expérimentalement. Aucun gaz ne peut ainsi passer de la vessie dans les capillaires sanguins ; mais dans la région de l'Ovale la paroi est facilement perméable, et, quand l'Ovale est largement ouvert, les gaz et je crois spécialement l'oxygène, peuvent diffuser de sa cavité dans les capillaires sanguins. Ce qui est cependant extrêmement particulier, c'est la présence de petites plages de cellules allongées dans l'épithélium interne de l'Ovale et dans le septum qui sont bien irriguées de capillaires sanguins. Je ne peux pas encore établir quelle peut être leur fonction, mais étant en train d'étudier la cytologie et la physiologie des glandes à gaz, j'espère apporter plus tard des résultats complémentaires.

Tous les auteurs semblent insister sur le fait que le riche plexus de capillaires de l'Ovale est issu d'une des branches artérielles irriguant la vessie. Je trouve cependant qu'il existe, en outre des capillaires artériels, des capillaires veineux qui

se réunissent en une veine laquelle se jette dans la veine caudale à l'extrémité postérieure de l'Ovale.

La couche externe et fibreuse de la paroi de l'Ovale est relativement beaucoup plus mince. Le septum est conique et fait légèrement saillie, il est quelquefois vertical; c'est une paroi perforée entre la vessie natatoire et l'Ovale; il a une ouverture circulaire (fig. 12. A P). La fermeture et l'ouverture se font par des groupes de muscles circulaires qui jouent comme Sphincter (fig. 12). La position de l'ouverture varie dans les différentes espèces de Poissons et probablement aussi à un degré moindre, parmi les individus d'une même espèce. Chez *Ophiocephalus punctatus* elle est ventrale, un peu à gauche. Chez *Ophiocephalus gachua* elle se rapproche du côté dorsal et est située à droite du plan médian. Le septum est richement irrigué par des vaisseaux sanguins dont de minuscules branches viennent au contact de groupes de cellules allongées, à sa surface antérieure et postérieure.

Au sujet de la fonction de la vessie natatoire et de l'Ovale de nombreuses théories ont été successivement émises. On peut ainsi les résumer d'après la littérature :

1° On a supposé qu'elle permet au Poisson de monter et de plonger dans l'eau, grâce à une dilatation et une compression volontaires des parois;

2° C'est un organe de flottaison hydrostatique passif;

3° C'est simplement une réserve d'oxygène qui peut être distribué au corps au fur et à mesure de ses besoins;

4° Certains la regardent comme un organe sensitif;

5° D'autres comme un organe de la respiration;

6° Comme un résonateur destiné à amplifier la sensibilité de l'oreille;

7° Comme un organe producteur de sons;

8° Enfin certains pensent qu'elle ne joue aucun rôle.

Sans aucun doute la principale fonction de la vessie natatoire et de l'Ovale est de sécréter et d'absorber des gaz selon que le Poisson s'élève ou plonge dans l'eau. Quand le Poisson secrète du gaz l'ouverture de l'ovale est fermée; lorsqu'il veut en éliminer l'ouverture s'ouvre et le gaz passe de la vessie natatoire dans l'Ovale. Par un procédé d'osmose ordinaire, le gaz passe dans les nombreux capillaires entourant le mince épithélium de la chambre et est ainsi absorbé par le courant sanguin pour être sécrété de nouveau à volonté par les glandes de la vessie natatoire. Cela semble être un arrangement très économique dans de telles circonstances, bien que le processus exact soit encore loin d'être convenablement compris.

Chez les *Sciaenidae*, l'Ovale n'est pas situé postérieurement comme c'est habituellement le cas, mais à la paroi antérieure dorsale de la vessie natatoire. Il a la forme ovale typique (fig. 4, 6, O) et est séparé de la vessie par une ouverture qui peut être ouverte ou fermée au moyen d'un repli musculaire circulaire qui joue comme le volet d'un diaphragme iris. Histologiquement, il ressemble à celui des autres types; il diffère de celui des *Ophiocephalidae* en ce qu'il ne possède pas de taches de cellules allongées sur la paroi du septum et à son intérieur. La position de l'Ovale, exactement contre les glandes à gaz, est un trait caractéristique de ce type par lequel il diffère des nombreux types décrits par les auteurs.

L'origine de l'Ovale et de ses fonctions est une question d'un grand intérêt. Woodland (68) croit que les glandes à gaz et l'Ovale sont tous deux normalement fonctionnels. Quand le Poisson s'élève dans l'eau, le gaz de la vessie se dilate par la diminution de pression et la glande à gaz, ou bien

est contrainte de ne point sécréter plus de gaz que d'habitude, ou bien est complètement inhibée. Le gaz s'échappe dans les capillaires de l'Ovale où il est absorbé. Le volume total du gaz de la vessie est ainsi réduit en quelques heures. En ce qui concerne la possibilité que la glande à gaz voie sa sécrétion complètement arrêtée, Moreau (23), Bohr (2) et d'autres ont montré que le nerf vague stimule la glande à gaz tandis que le nerf sympathique l'inhibe. Si l'on coupe le vague, la glande cesse tout à fait de fonctionner; au contraire si l'on coupe le sympathique, la glande sécrète un excès d'oxygène. Deineka (10) a montré que ces nerfs se terminent en filaments grêles qui entourent chaque cellule de la glande d'une sorte de plexus. Aussi quand le Poisson s'élève dans l'eau, le sympathique inhibe-t-il probablement complètement la glande à gaz et je crois que la pression croissante du gaz sur les parois de la vessie le fait diffuser d'autant plus vite dans l'Ovale.

D'un autre côté, on est conduit à admettre que, quand le Poisson s'enfonce dans l'eau, l'Ovale se ferme de sorte que le gaz ne peut s'en échapper. La glande devient très active et sécrète la quantité voulue de gaz pour conserver au corps un poids spécifique sensiblement égal à celui du milieu ambiant. L'ouverture et la fermeture de l'Ovale est aussi sous le contrôle des nerfs. Moreau (23) a aussi montré que l'oxygène de la vessie peut à l'occasion servir à un autre usage. Si nous plaçons un Poisson dont la vessie contient de l'oxygène dans de l'eau qui a été bouillie et ne contient donc point d'oxygène en solution, le Poisson absorbe pour sa respiration au moyen de l'Ovale l'oxygène de sa vessie. Un Poisson d'eau

douce contenant de l'azote dans sa vessie, placé dans les mêmes conditions, est asphyxié.

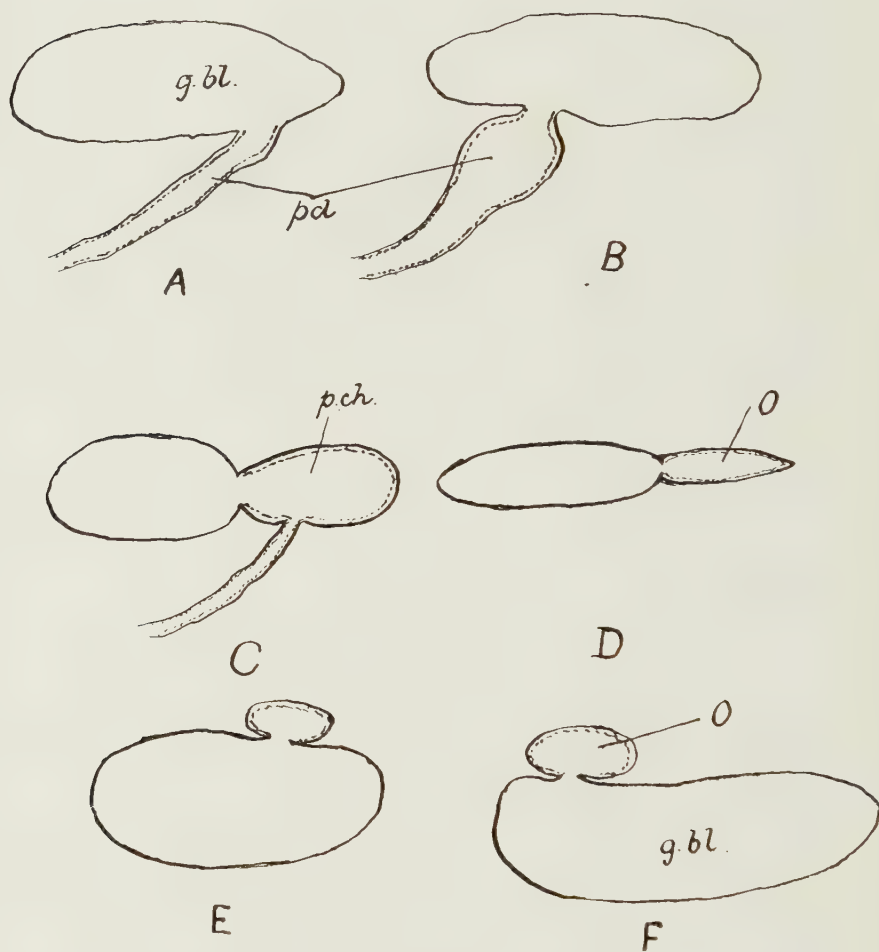


FIG. 3

A à F. — Montrent l'évolution probable de l'ovale à partir de l'extrémité distale du conduit pneumatique.

En ce qui concerne l'origine de l'Ovale la question se pose de savoir s'il dérive d'une région quelconque de la vessie physostome ou s'il est une nouvelle formation spéciale sans signification morphologique. D'après Tracy (62), l'Ovale représente simplement le *ductus pneumaticus* qui a perdu sa connexion avec le tube digestif et a modifié sa forme, mais garde encore sa fonction originelle d'éliminer le gaz de la vessie, bien qu'il le conduise maintenant dans le sang et non plus à l'extérieur. Tracy décrit les stades variés de l'évolution de l'Ovale de l'ingénieuse manière suivante: il part d'une vessie (fig. 3 du texte A) dans laquelle le conduit pneumatique s'ouvre postérieurement (par exemple les *Clupeidæ*). Il imagine alors que le bout distal du conduit pneumatique (fig. 3 du texte B) qui est le plus près de la vessie s'enfle (par exemple il a une large lumière chez l'Anguille *Anguilla vulgaris*), il peut produire la chambre postérieure de la Carpe (*Cyprinidæ*) qui a un conduit menant à cette chambre postérieure (fig. 3 du texte C). La lacune entre ce type et le dernier stade de Tracy est très bien remplie par le stade que j'ai décrit dans la famille des *Ophiocephalidæ* (fig. 3 du texte D). Dans ce cas, le *ductus pneumaticus* a disparu et l'on peut supposer que l'Ovale représente son extrémité distale maintenant modifiée en chambre postérieure. Un état approché se trouve aussi dans la famille des *Trigidæ*. Dans le stade suivant (fig. 3 du texte E) l'état typique de la majorité des Poissons est atteint. Dans la famille des *Sciaenidæ*, je trouve qu'il y a en plus une rotation de l'Ovale (fig. 3 du texte F); il est situé dans la région antérieure (non plus postérieure) dorsale de la vessie. Si la position normalement typique de l'Ovale est représentée en E ou en F, l'examen de très nombreux Poissons peut seul le montrer. Il faut noter

que la paroi interne de la chambre postérieure ou Ovale dans tous les types décrits de C à F est mince et perméable aux gaz et qu'un plexus de capillaires est développé juste en dessous de l'épithélium. Pendant la transformation de la chambre postérieure (fig. C) en Ovale (fig. D) le septum perforé contenant le sphincter musculaire se développe.

J'adopte tout à fait l'opinion de Tracy car les deux familles que j'ai décrites semblent remplir la lacune dans l'évolution de l'Ovale qu'il avait suggérée.

VI. — Résumé

1. — La vessie natatoire de la famille des *Sciænidae* est formée d'un sac ovale qui s'étend sur toute la longueur de la cavité abdominale. De cette vessie part un système complexe de branches se rendant à la tête et à la queue, celles de la tête prenant une forme arborescente caractéristique. Les branches de la région abdominale se chevauchent et par la naissance de graisse et de tissu conjonctif entre leurs mailles forment de gros lobes latéraux qui se rejoignent parfois ventralement et entourent ainsi les viscères d'une sorte de seconde cavité générale incomplète.

Chez *Sciænoides pama*, on trouve un développement curieux des productions de la vessie. Deux lobes latéraux en naissent et s'étendent entre l'épithélium péritonéal et la paroi du corps formant un sac complet autour de la cavité du corps. Ce sac que j'ai appelé sac ventral perd sa lumière et présente seulement une connexion lâche avec la paroi dorso-latérale de la vessie principale. Un sac dorsal se forme aussi de la même manière que le sac ventral et enveloppe complètement la vessie natatoire dorsalement. Les deux sacs se rencontrent latéralement et l'on voit ainsi à l'extérieur un gros sac unique enveloppant la vessie natatoire.

Quelques-unes des productions cœcales de la région céphalique entrent en rapport avec les capsules auditives

et sont séparées de la périlymphe par un mince tissu fibreux. Certains cæcums de la région de l'opercule et des nageoires pectorales arrivent juste sous la peau qui est généralement mince, transparente et pigmentée dans ces régions.

2. — La vessie natatoire de la famille des *Ophiocephalidæ* est un sac allongé s'étendant de la partie antérieure de la cavité abdominale à l'extrémité postérieure de la queue. Elle ne produit pas de branches et possède des parois relativement plus minces que celle des *Sciænidæ*.
3. — Les corps rouges des *Sciænidæ* sont situés à la région antérieure de la vessie natatoire, ils sont médians et ventraux. Les glandes à gaz leur sont contiguës et sont du type massif.
4. — Les corps rouges des *Ophiocephalidæ* sont, ou bien a la partie la plus antérieure de la vessie, en forme de cloche (par exemple : *Ophiocephalus punctatus*, *Ophiocephalus gachua*) ou bien étendus sur presque toute la région ventrale de la vessie avec des formes caractéristiques en éventails (par exemple : *Ophiocephalus striatus*, *Ophiocephalus marulius*). Les glandes à gaz des premiers leur sont en partie contiguës et en partie non contiguës. Chez les seconds, elles sont contiguës et appartiennent toujours au type massif.
5. — Dans la famille des *Ophiocephalidæ*, l'Ovale est situé à la partie postérieure de la vessie natatoire et non dorsalement comme c'est habituellement le cas. Il en est séparé par un septum conique contrôlé par un sphincter

musculaire. Il possède des capillaires non seulement de sang artériel mais aussi veineux.

Dans la famille des *Sciænidæ*, l'Ovale est situé antérieurement (et non postérieurement) dans la région dorsale de la vessie natatoire, juste contre les corps rouges et les glandes à gaz.

Les fonctions et les caractères histologiques sont presque les mêmes dans les deux familles.

VII. — Bibliographie

1. BIOT. — Mémoire sur la nature de l'air contenu dans la vessie natatoire des poissons. Mémoires de Physique et de Chimie de la Société d'Arcueil, T. I, 1807, Paris.
2. BOHR C. — Sur la sécrétion de l'oxygène dans la vessie natatoire des poissons. *Compte rendu Acad. Sci.*, Paris, T. CXIV, 1892, p. 1560.
3. BRIDGE T. W. — The structure and function of the air-bladder in certain fishes. *Proc. Birmingham Phil. Soc.*, vol. VII, 1889-1891, p. 144.
4. BRIDGE T. W. — Fishes, The Cambridge Natural History. Vol. VII, 1904.
5. BRIDGE and HADDON. — The air-bladder and Weberian ossicles of the Siluroid fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, vol. cl XXXIV. B. 1893.
5. (a) v BAER K. E. — Über die Entwicklung der Schwimmblase der Fische. *Fror. Not.* Bd 39, p. 177, 1834.
6. GOGGI A. — Intorno ai corpi rossi della vesica natatoria di alcuni Teleostei. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd VII, 1886, P. 381.
7. GOGGI A. — Ueber den epithelialen Theil der sog. Blutdrüsen in der Schwimmblase des Hechtes. *Morph. Jahrb.* Bd. XV, 1889.
8. CORNING H. K. — Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in dem Schwimmblasen der Teleostier. *Morph. Jahrb.* Bd XIV, 1888.
9. CUVIER et VALENCIENNES. — *Hist. Nat. des Poissons*, V, 1830.
10. DEINEKÀ D. — Zur Frage ueber den Bau der Schwimmblase. *Zeit. wiss. Zool.* Bd LXXVIII, 1904, p. 149.
11. DELAROCHE. — Observations sur la vessie aérienne des poissons. *Ann. Mus. d'Hist. Nat.* T. XIV, 1809.

12. DE SEABRA A. F. — Sur les corps rouges des Téléostéens (Note préliminaire). *Bull. Mus. d'Hist. Nat.*, Paris T. III, 1897, p. 217.
13. COURIET E. — Du rôle de la vessie natatoire. *Ann. Sci. Nat.* (5) *Zoologie*, T. VI, 1866.
14. GUYÉNOT E. — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés. *Compte rendu Soc. Biol.* T. VIII, 1905.
- 14 a. GUNTHER. — The Study of Fishes. 1880.
15. HALDANE J.-S. — Secretion and Absorption of Gas in the Swimming-Bladder and lungs. *Science Progress*, Vol VII, 1898.
16. HASSE C. — Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. *Anatomische Studien*, Bd. I 1873, pp. 383-610.
17. HÜFNER G. — Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasengase. *Arch. f. Physiol.* 1892, p. 54.
18. JACOBS C. H. R. — Ueber die Schwimmblase der Fische. *Inang-Dissert*, Tübingen, 1898.
19. JAEGER A. — Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. *Pflüger's Archiv. f. Physiol.* Bd. XCIV, 1903, p. 65.
20. JAEGER A. — Die Physiologie der Schwimmblase der Fische. *Biol Centralbl.* Bd. XXIV, 1904, p. 129.
21. JAEGER A. — Die Schwimmblase der Fische. Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt-am-Main, 1904, oct. 1903.
22. MILNE-EDWARDS H. — Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée. T. II., 1857, p. 308.
23. MOREAU A. — Recherches expérimentales sur les fonctions de la Vessie natatoire. *Ann. Sci. Nat Zoologie* T. IV, 1876.
24. MÜLLER J. — Ueber Nebenkiemen und Wundernetze. *Archiv. f. Anat. Physiol. u. Med.*, 1840, p. 101.
25. NUSSBAUM J. and REIS K. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des sog. Qvals in der Schwimmblase der Fische. *Bull Acad. Sci. Cracovie. Sci. Math et Nat.* 1905.
26. PARKER T. J. — On the connection of the air-bladder and the Auditory organ in the Red Cod (*Lotella bacchus*). *Trans. New Zealand Institute* Vol. XV. 1882.

27. RIDWOOD W.-E. — The air bladder and ear of British Clupeoid fishes. *Journ. Anat. and Phys.* Vol. XXVI, 1892.
 28. REIS K. and NUSSBAUM J. — Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische, zurgleich ein Beitrag zur Trophospongienfrage. *Anat. Anzieger.* Bd. XXVII 1905.
 29. RICHARD J. — Note sur le Gaz de la Vessie Natatoire des Poissons. *Compte rendu Acad. Sci. Paris*, T. CXX 1895, p. 745.
 30. SORENSEN W. — Are the Extrinsic muscles of the air bladder in some Siluridae, and the Elastic Spring Apparatus of others, subordinate to voluntary production of sounds ? What is the function of weberian Ossicles ? *Journ. Anat. and Phys.* Vol XXIX, 1894-95.
 31. THILO O. — Die Entstehung der Schwimmblasen. *Biol. Centrabl.* Bd. XXIII,, 1903.
 32. THILO O. — Die Entstehung der Schwimmblasen Ver. Riga. Bd XIV, 1904.
 33. TRAUBE-MENGARINI M. — Ricerche sui gas contenuti nella vesica natatoria dei Pesci. Nota 1 in *Atti Accad. Lincei Rend.* Vol.III, 1887.
 34. TRAUBE-MENGARINI M. — Ueber die Gase in der Schwimmblase der Fische. *Archiv. f. Physiologie.* Jahrg. 1889.
 35. VINCENT S. and BARNES A.-S. — On the structure of the Red Glands in the Schwimm-bladder of certain fishes. *Journ. Anat. Physiol.* Vol. XXX, 1896.
-

Littérature depuis 1906

1906

36. JAEGER A. — Zur Physiology der Schwimmblase der Fische Entgegnung auf den von Frau Reis und Herrn Nussbaum in Bd 27, dieser Zeitschrift veröffentlichten Aufsatz. Zur Histologie der gasdnuse in der Swimblasse der knochenfische. *Anat. Anz. Jena.* 1906.
37. NUSSBAUM J. et REIS. — Beitrage zur Anatomie und Physiology des s. g. Ovals in der Swimblasse der Fische. *Krakow Bull. International Acad.* 1906.
38. PRINCE. — The Swimbladder of Fishes a degenerate gland. Halifax N. S. Proc. and Trans. Novascotian Ins. Sci. 11, 1906
39. REIS K. — Materylay do Morfology i frizvologii pecherza plawnego-nyb kostnoszkielctowych. (Beitrage zur kenntnis der gasdnuse bei den knochenfischen). *Krakow Rozpur. Akad.* 46.
40. REIS and NUSSBAUM. — Weitere Studien zur kenntnis des Baues und der function der gasdnüse und des Ovals in der Swimblasse der knochenfische. *Anat. Anz. Jena.* 1906, Bd. XXVIII.
- 40 a. REIS C. — Wietere Beiträge zur kenntnis der Gasdrüse bei den Knochenfischen. *Bull. Int. Acad. Sci. Cracovie*, 1906, p. 177.
41. WALDSCHMIDT E. — Die Bedeutung dur Swimblasse fun die fische (Swimblass also sense organs) *Elbenfild Jaher Natw Ver* 11, 1906.
42. WOODLAND W.N.F. — On the Anatomy of Centrophorus P.Z.S. 1906.

1907

43. COHN LUDWIG. — Die Swimblasse einge Sciaendien *Zool Anz. Leipzig.*

44. JAEGER. — Zur Physiology der Swimblasse der Fische *Anat. Anz. Jena*, 1907.
45. JAEGER A. — Erwiderung auf die in Heft 7/8 dieses Bandes des Anatomischen Anzeigers erschienene Entgegnung von Frau Reis und Herrn Nussbaum (Krakau): Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. *Op. cit.* Bd. XXX, 1907.
46. NUSSBAUM. — Zur Histologie der tätigen gasdrüse und des Ovals bei den Teleostiem. *Anat. Anz. Jena.* Bd. XXXI.
47. THILO OTTO. — Das Schwinden der Schwblassen den Schollen *Zool Anz. Leipzig*, 1907.
48. REIS et NUSSBAUM. — Physiology of Gasbladder *Anat. Anz. Jena*, Bd. XXX.

1908

49. BAGLIONI S. — Zur Physiology der Swimblasse der Fische. *Zs. alleg Physiolog. Jena*, 1908.
50. STORKS. — On a communication between the air bladder and the ear in certain spiny rayed fishes. *Science, New-York* 1908 (613-614)
51. THILO OTTO. — Die Entwicklung der schwimblasse bei den korpfen. *Zool. Anz. Leipzig*, 32 (589-597).
52. THILO OTTO. — Luftdruckmassen au den Schwimmblassen der Fische. *Rev. Hydrobiol. Leipzig*, 1908 (791-820).
53. WOODLAND. — Notes on and exhibition of preparation of a new gland in Teleostean fishes. *P. Z. S.* 1908.
54. GORKA S. — Die physiology Rolle der Schwimmblasse der fische. *Potof. Termt Kozl Budapest*.

1909

55. BEAUFORT. — Die schwimblasse der Malacopterygii. Leinden (Ej Brill). 1908 (132-133).
56. BEAUFORT. — Die Schwimmblasse der Malacopterygii. *Morph. Jahrb. Leipzig* 39. (526-644).
57. FIEBIGER JOSEF. — Ueber coccidien in der schwimblasse von Gadus arter. *Wien Ann. Nat. Hist. Hofmus* 22, 1907-8.
58. HAEMPAL O. — Einiges Zur Anatomie und Physiology der Schwimm-

- blasse beim Aal und den Renken. *Zoöl. Anz. Leipzig*. 34. 1909
59. HAEMPAL O. — Einiges Zur Anatomie und Physiology der Schwimmblasse beim Aal und den Renken. *Oest. Fischereiztg. Wien*. 6, 1909.

1910

60. BAGLIONI S. — Zur Physiologie der Schwimmblasse der Atembewegungen der fische. *Zs allg. Physiol. Jena*. 1910 (145-149).
61. JORDAN D. S. — Notes on Ichthyology (Review on recent literature) *Amer. Nat. New-York*.

1911

62. TRACY H. C. — The Morphology of the swimbladder in Teleosts. *Anat. Anz. Jena*. 38, 1911
63. WOODLAND. — On some experimental tests of recent views concerning the Physiology of gas production in Teleostean fishes *Anat. Anz. Jena*. 40, 1911.
64. WOODLAND. — On the structure and function of the gas glands and reta mirabilia associated with the gas bladder of some Teleosts with notes on the Teleostean Pancreas. *P. Z. S.* 1911.

1912

65. ROSEN. — Studies on Plectonathus; the air sac with notes on other parts of the intestine. *Ark Zool. Stockholm*.
66. WOODLAND W. — On the Physiology of the gas production in connection with the gas bladder of Teleosts. *Lond. Report, Brit. Ass.* 1911-12.

1913

67. THILO O. — Verknöcherte Schwimmblasen. *Zool. Anz. Leipzig*, 41, 1913.
68. WOODLAND W. — Note on the structure and mode of action of the Oval in the Pollack and Mullet, *Mar. Biol. Ass. Plymouth*. 9.

1914

69. KINPER. — De function von de Zwimblasse by eeinge Zoctwaterer-
visschen. Amstermam (A. H. Kennyt), 1914 (169), 8 Taf.
24 cm.
70. RANTHER. — Uber die respiratorische Schwimblasse von Umbra.
Zool. Jahrb. Jena. Abt f. Allg Zool .34.

1915

71. KINPER K. — De physiology von de Schwimmlasse der visschen.
Amsterdam Proc. Sci. K. Akad. Wet. 18.

1918

72. KINPER K. — De physiology of air-bladder in fishes. Amsterdam,
Proc. Sci. K Akad. Wet. 18, 1906.

1920

73. TRACY. — The Clupeoid Cranium in its relation to the swimbladder
diverticulum. *Journ. Morph. Philadelphia.*

1921

74. TRACY. — The membranous labyrinth and its relation to the precoe-
lomic diverticulum of the air bladder in Clupeoid fish. *J. Com.
Veur Phych. Philadelphia*, 31.
-

Notations

- a. — Artère.
- a. c. — Cavité abdominale ou cavité du corps.
- a f — Lobes adipeux.
- an — Anus.
- aP ; aO — Ouverture de l'Ovale.
- a t — Tissu adipeux.
- A V — Capsule auditive.
- b — Veine.
- bl c — Capillaires sanguins.
- bl w — Paroi de la vessie natatoire.
- br c — Branches postérieures de la vessie natatoire dans la région caudale.
- br l — Branches postérieures de la vessie natatoire dans la région abdominale.
- br z — Branches de la vessie natatoire dans la région céphalique.
- b w — Paroi du corps.
- c bl — Cavité de la vessie natatoire.
- C E — Epithélium coelomique.
- C O — Cavité de l'Ovale.
- C OV — L'arros sectionnées de l'Ovale.
- d c — Cavité dorsale.
- d s — Sac dorsal.
- gb ; gbl — Vessie natatoire.
- g gl — Glandes à gaz.
- M G — Tube digestif.
- O — Ovale.
- op — Opercule.
- o v — Fenêtre ovale dans la paroi de la capsule auditive.
- p ch — Chambre postérieure de la vessie.
- p D — Conduit pneumatique.
- p f — Nageoire pectorale.
- Scp — Septum.
- v — Viscères.
- V C — Colonne vertébrale.
- v s — Sac ventral de la vessie natatoire.

VIII. --- Explication des Planches

FIG. 1. SCIÆNOIDES PAMA. — La paroi du corps a été enlevée du côté ventral pour montrer la vessie natatoire et les viscères. La vessie natatoire proprement dite est dans la région médio-ventrale de la cavité abdominale. Son sac ventral (v. s.) a été aussi coupé du côté ventral pour montrer les viscères (v) qui sont à l'intérieur. Les deux sacs ventral et dorsal qui se continuent l'un l'autre, ont été séparés des parois latérales de la vessie natatoire.

FIG. 2. SCIÆNOIDES PAMA. — La vessie natatoire en entier avec toutes ses branches, disséquée du côté ventral. On voit la relation des branches antérieures avec la capsule auditive. On a ôté du corps, tous les autres organes excepté l'épais tissu adipeux qui réunit les branches latérales. (br. 1.).

FIG. 3. SCIÆNA COITOR. — On voit disséqués en plusieurs endroits les deux gros lobes de tissu adipeux qui incluent les branches latérales de la vessie natatoire. Les lobes sont tournés l'un vers l'autre pour montrer à la fois les faces dorsales et ventrales.

I. a. Montre la relation de quatre branches antérieures avec la fenêtre ovale de la région auditive. Les extrémités des branches ont été enlevées pour montrer la fenêtre.

I. b. Montre les branches latérales entrant dans la nageoire pectorale.

I. c. Montre les branches situées sous l'opercule.

FIG. 4. OTOLITHUS RUBER. — Montre la vessie natatoire et ses branches latérales; les branches antérieures de la région céphalique sont absentes. La partie antérieure de la vessie a été ouverte pour montrer la relation entre la glande à gaz et l'Ovale situés à la région dorso-antérieure.

FIG. 5. UMBRINA DUSSUMIERI. — Montre la relation de la glande à gaz et de l'ovale dans la région antérieure de la vessie natatoire. Montre aussi les branches céphaliques, latérales et caudales. La vessie a été ouverte du côté ventral et le lobe ventral contenant la glande à gaz a été tourné de côté pour montrer l'Ovale et son ouverture du côté dorsal de la vessie natatoire.

FIG. 6. SCIÆNA COITOR. — La vessie natatoire préalablement injectée par du liquide de Mann a été disséquée et ouverte pour montrer l'Ovale et la glande à gaz.

FIG. 7. SCIÆNOIDES PAMA. — Dessin à la chambre claire d'une partie de la glande à gaz et du corps rouge; l'arrangement en tuiles des plaques du corps rouge est remarquable.

FIG. 8. OPHIOCEPHALUS MARULIUS. — L'animal a été disséqué par le côté latéro-ventral pour montrer la position de la vessie natatoire et de l'Ovale. Les bouquets de corps rouges sont visibles, brillant à travers la mince paroi de la vessie; la paroi de l'Ovale est plus mince et montre la capillarisation des vaisseaux sanguins.

FIG. 8. a. OPHIOCEPHALUS MARULIUS. — Le bouquet entier des corps rouges avec leurs caractères et leurs veines formant l'organe en éventail caractéristique.

FIG. 9. OPHIOCEPHALUS PUNCTATUS. — Possède un corps rouge en cloche particulier (R. B.) à l'extrémité conique de la vessie natatoire; le septum entre la vessie et l'Ovale est distinctement visible à travers la paroi de la vessie.

FIG. 10. OPHIOCEPHALUS PUNCTATUS. — Coupe transversale montrant la position du corps rouge et de la glande à gaz en étroit contact; cette coupe a passé par la région antérieure du corps rouge (voir R. B. fig. 9) et la lumière de la vessie natatoire est étroite car c'est la partie la plus antérieure de la cavité.

FIG. 11. OPHIOCEPHALUS PUNCTATUS. — Coupe transversale de l'extrémité postérieure de la glande à gaz juste derrière la région du corps rouge (R. B.); elle montre le grand nombre des capillaires dans l'aire glandulaire.

FIG. 12. — OPHIOCEPHALUS PUNCTATUS. — Représentation demi-schématique d'une partie de la vessie natatoire et de l'Ovale pour montrer la structure du septum; une section a été faite dans la paroi pour montrer l'ouverture de l'Ovale et les muscles du sphincter du septum.

FIG. 13. OPHIOCEPHALUS GACHUA. — La vessie natatoire est relativement plus petite et commence vers le milieu de la cavité abdominale; comme chez *Ophiocephalus punctatus* le corps rouge (R. B.) est conique, situé à l'extrémité antérieure de la vessie natatoire.

FIG. 14. OPHIOCEPHALUS GACHUA. — Ovale entier et une partie de la vessie natatoire vus du côté ventral; le septum est visible à travers la paroi; la paroi de l'Ovale est plus mince que celle de la vessie natatoire et montre une intense capillarisation.

PLANCHES

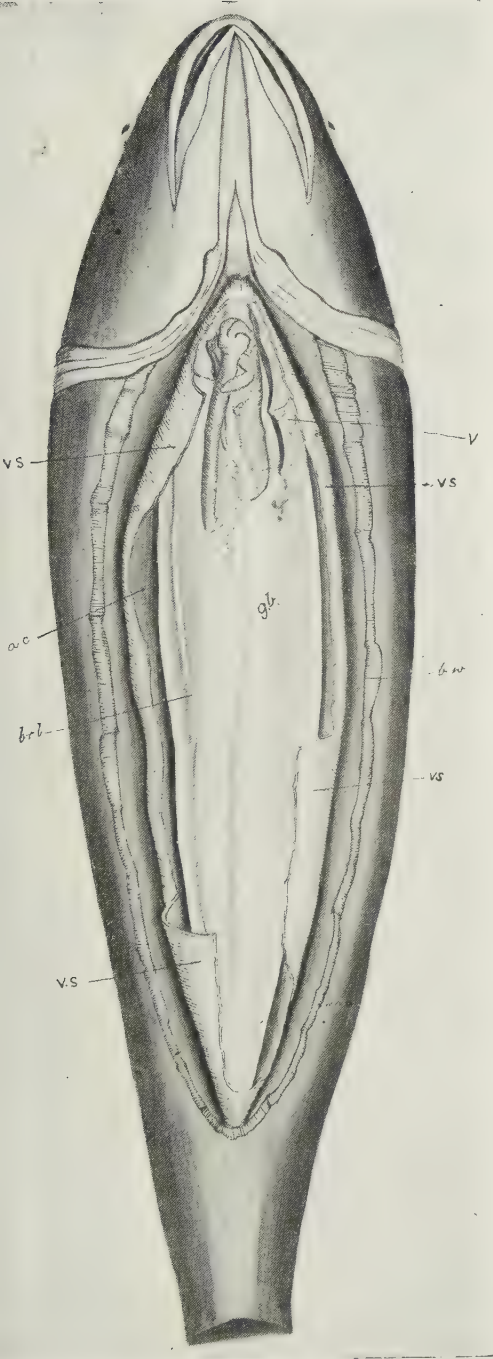


Fig. 1 — *Sciaenoides pama*

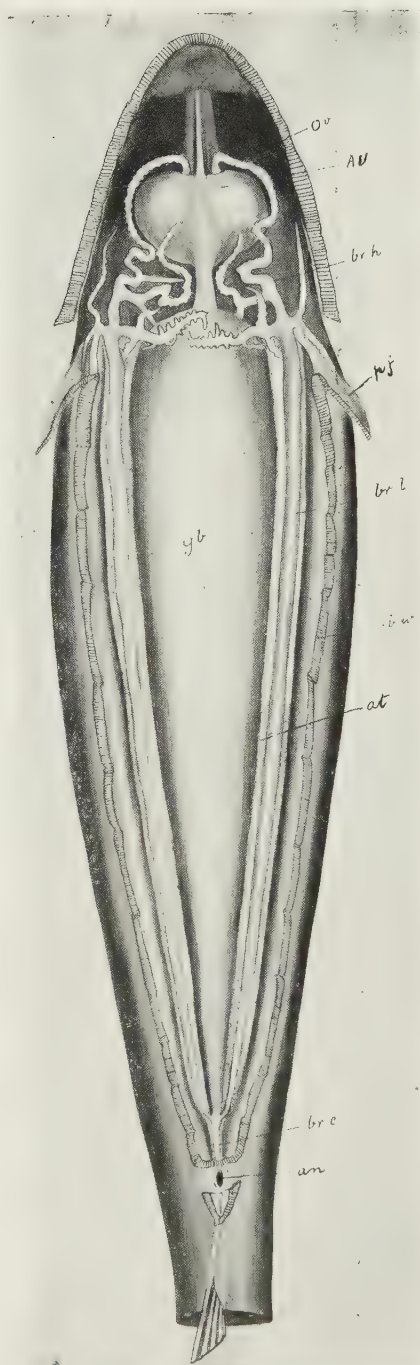


Fig. 2 — *Sciaenoides pama*

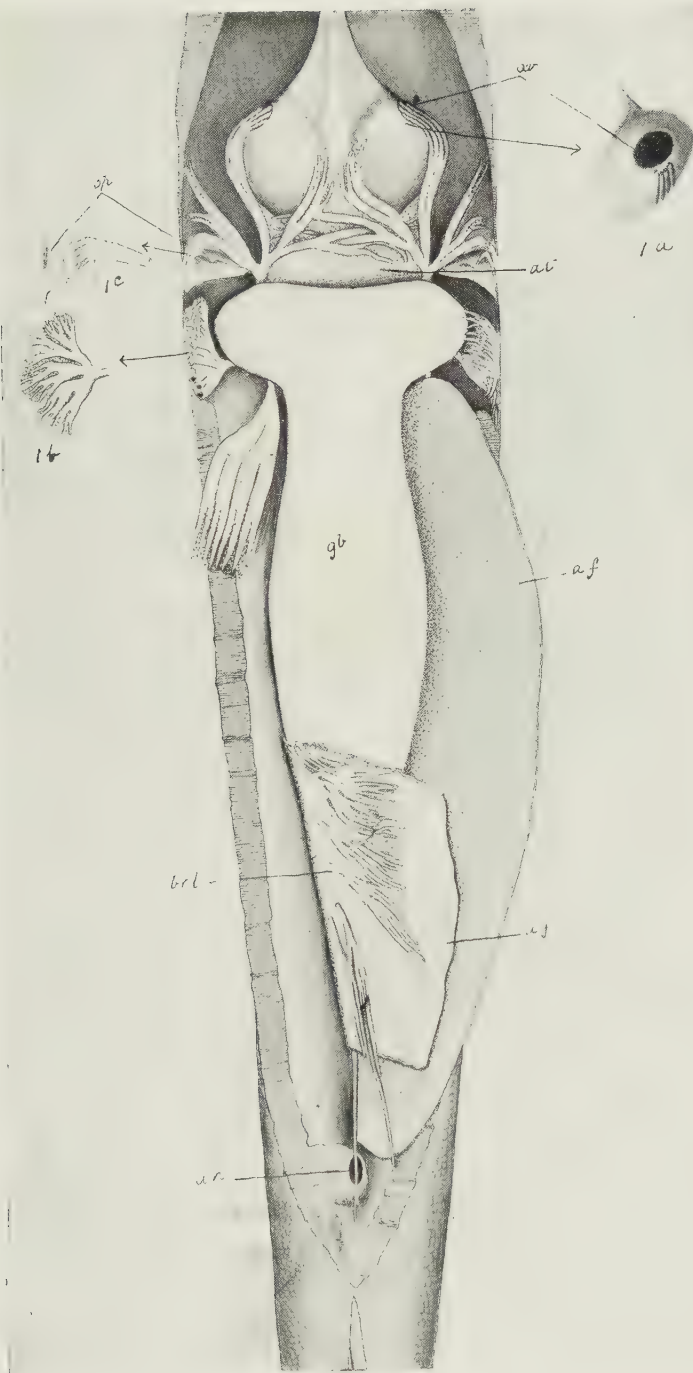


Fig. 3. — *Sciaenidae coitor*

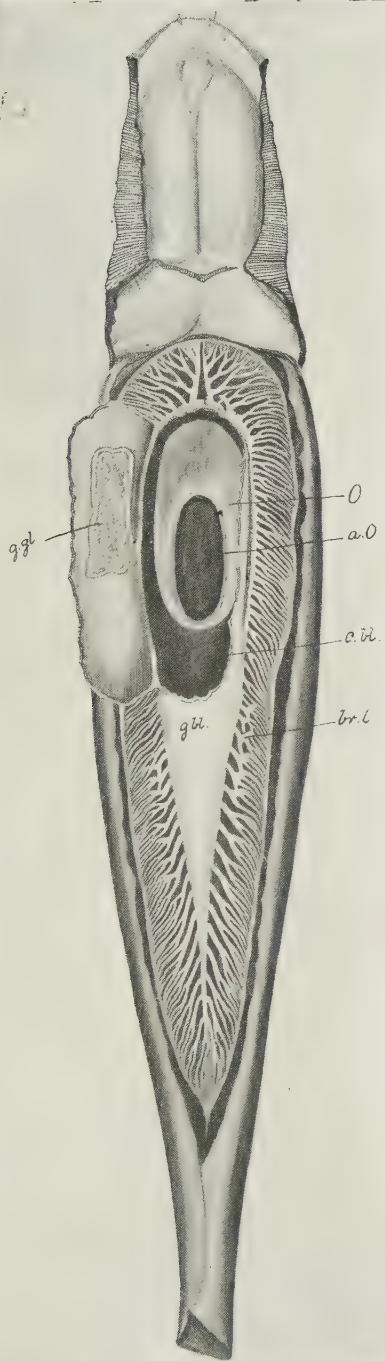


Fig. 4 — *Otolithus ruber*.

D. R. B.

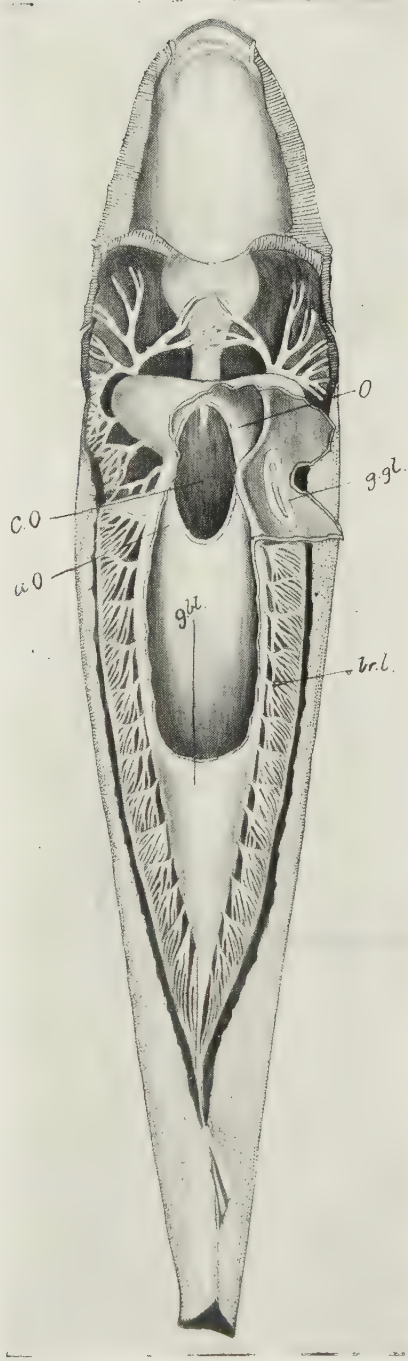


Fig. 5. — *Umbrina dussumieri*.

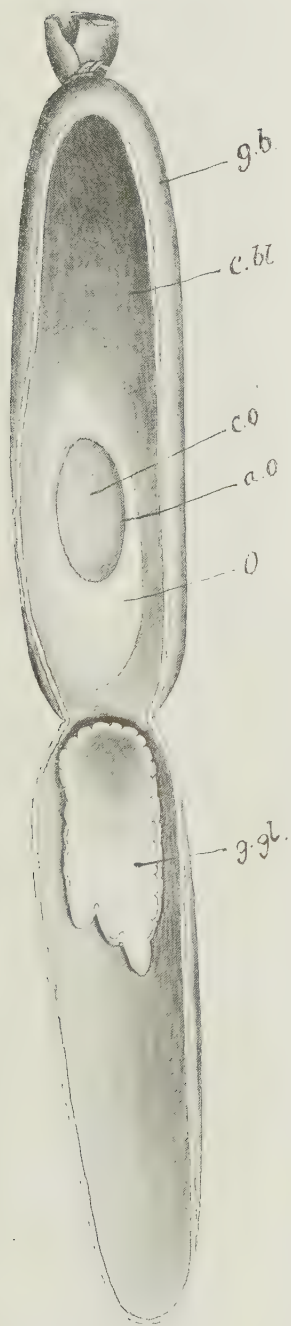
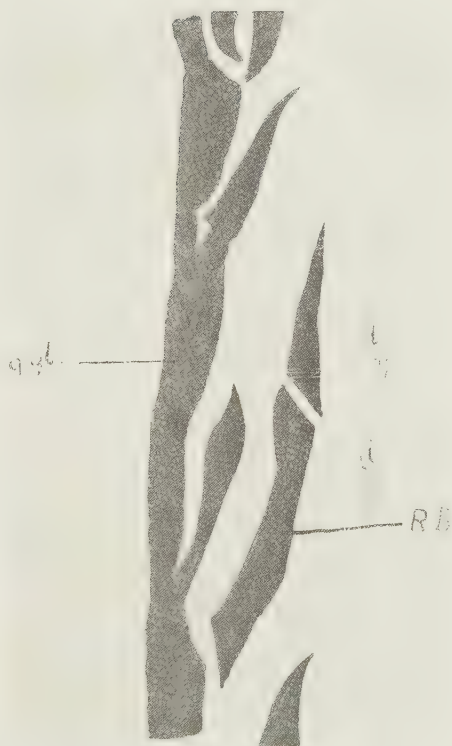


Fig. 6 — *Sciaenops coitor*



[Fig. 7 — *Sciaenops pama*

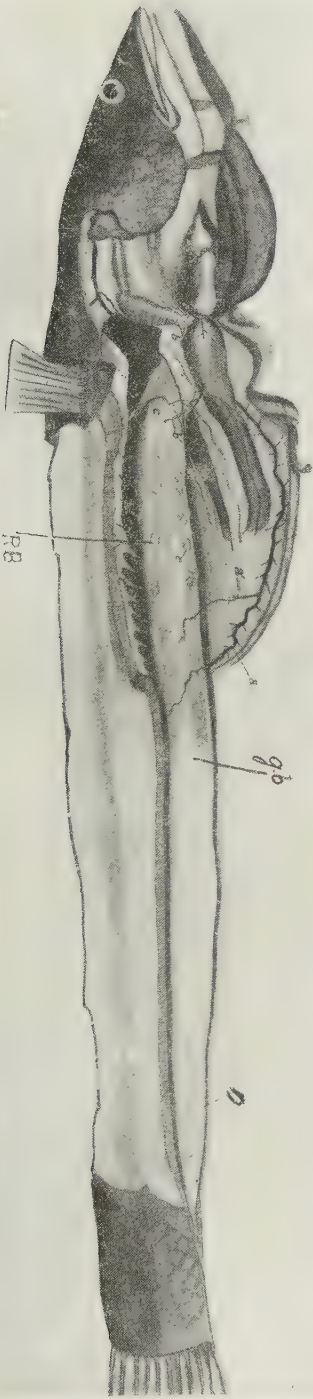


Fig. 8 a

Fig. 8. — *Ophiocephalus marulius*

D. R. B

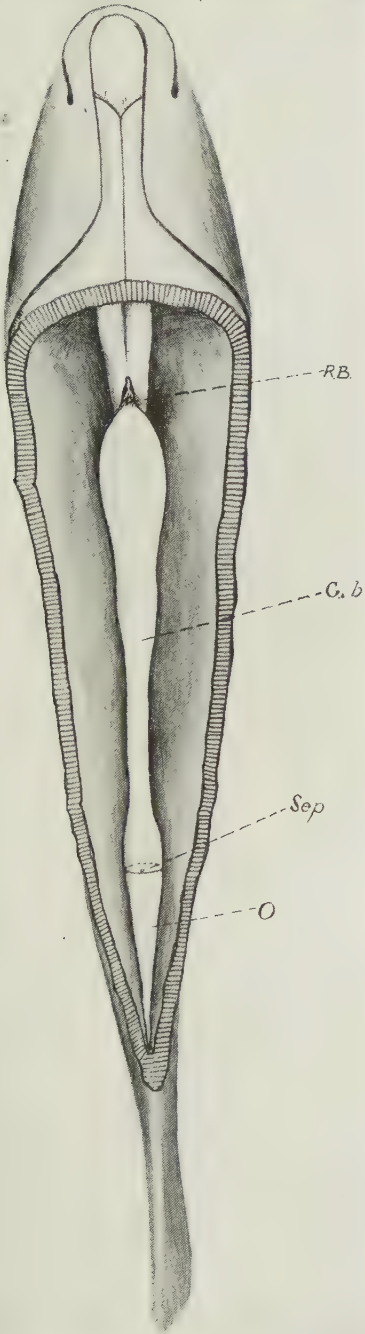


Fig. 9 — *Ophiocephalus punctatus*
D. R. B.

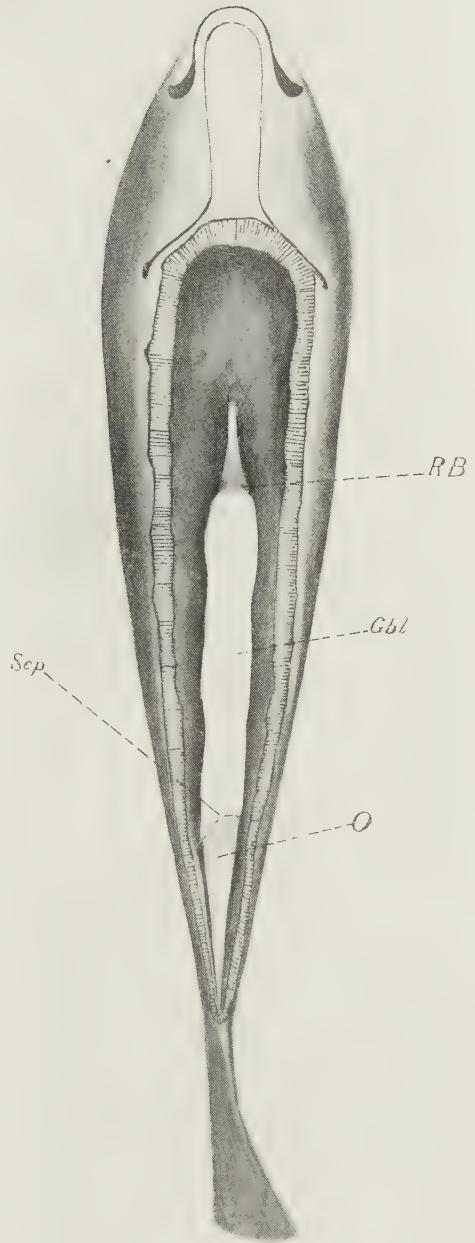


Fig. 13 — *Ophiocephalus gachua*

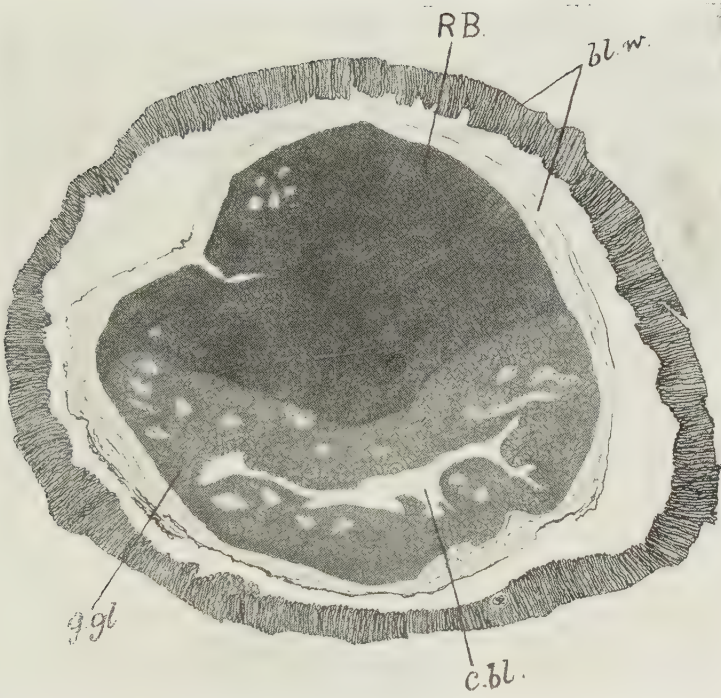


Fig. 10 — *Ophiocephalus punctatus*

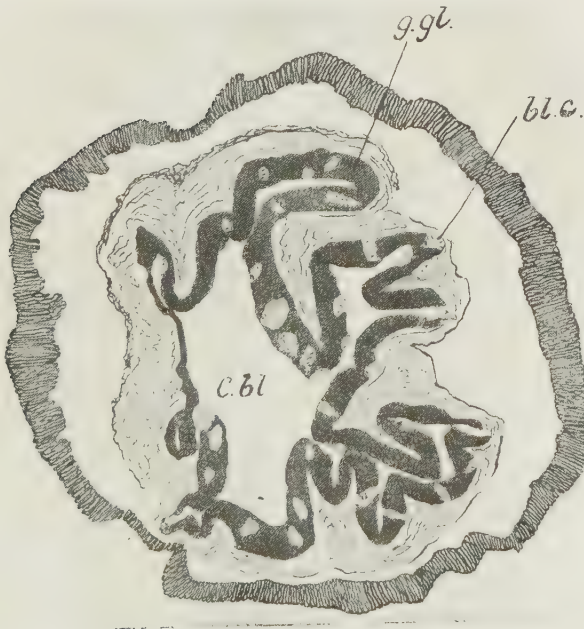


Fig. 11 — *Ophiocephalus punctatus*

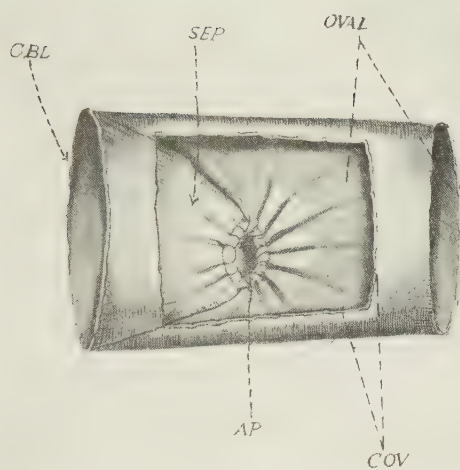


Fig. 12 - *Ophiocephalus punctatus*

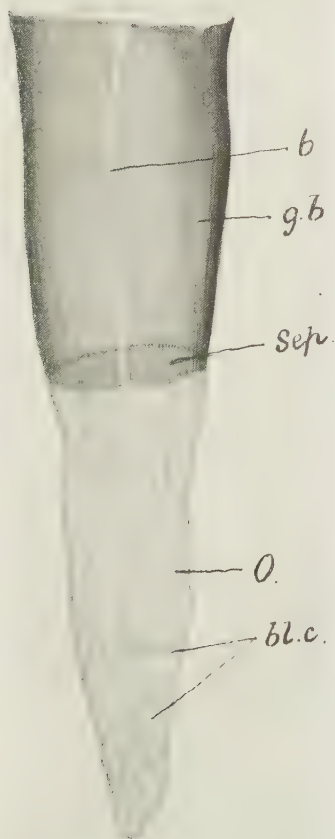


Fig. 14 — *Ophiocephalus punctatus*

IMPRIMERIE

• CHEVALIER •

SAUMUR

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

*Sur la Structure de la Vessie natatoire
de certains Poissons de l'Inde.*

Vu et approuvé :

Paris, le 29 juillet 1925

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris

P. APPELL.

